MARINE BIOLOGICAL LABORATORY.

Received .....

Accession No. .....

Given by .....

Place, ...

***No book or pamphlet is to be removed from the Laboratory without the permission of the Trustees.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

ABTHEILUNG
FÜR
ANATOMIE UND ONTOGENIE
DER THIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN.

ZWANZIGSTER BAND.

MIT 43 TAFELN UND 49 ABBILDUNGEN IM TEXT.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

1607

Inhalt.

Heft I.

(Ausgegeben am 16. Juni 1904.)

Seite

Fisher, Walter K., The Anatomy of Lottia gigantea Gray. With plates 1—4 and 13 figures in text 1

Heath, Harold and M. H. Spaulding, The Anatomy of a Pteropod, Corolla (Cymbuliopsis) spectabilis Dall. With plate 5 . . . 67

Carlson, Albertina, Zur Anatomie des Notoryctes typhlops. Mit Tafel 6, 7 und 4 Abbildungen im Text 81

Bauer, Victor, Zur innern Metamorphose des Centralnervensystems der Insecten. Mit Tafel 8 und 7 Abbildungen im Text . . 123

Livanow, N., Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. II. Das Nervensystem des vorderen Körperendes und seine Metamerie. Mit Tafel 9—11 153

Heft II.

(Ausgegeben am 22. Juli 1904.)

Caullery, Maurice et Félix Mesnil, Contribution à l'étude des Entéropneustes. Protobalanus (n. g.) koehleri Caull. et Mesn. Avec les planches 12 et 13 227

Hargitt, Chas. W., The Early Development of Eudendrium. With plate 14—16 257

Stitz, Hermann, Zur Kenntniss des Genitalapparats der Trichopteren. Mit Tafel 17—19 277

Spengel, J. W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Enteropneusten. III. Eine neue Enteropneustenart aus dem Golf von Neapel, nebst Beobachtungen über den postbranchialen Darm der Ptychoderiden. Mit Tafel 20—22 und 10 Abbildungen im Text 315

Heft III.

(Ausgegeben am 3. October 1904.)

Seite

Hoffendahl, Kurt, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie von Poecilasma aurantium Darwin. Mit Tafel 23—26 . . . 263

Heath, Harold, The Nervous System and Subradular Organ in two Genera of Solenogastres. With Plate 27 399

Pötzsch, Otto, Ueber die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei Planorbis corneus. Mit Tafel 28—30 und 10 Abbildungen im Text 409

Gross, J., Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L. Mit Tafel 31—32 und 3 Abbildungen im Text 439

Heft IV.

(Ausgegeben am 26. October 1904.)

Deegener, P., Die Entwicklung des Darmcanals der Insecten während der Metamorphose. Mit Tafel 33—43 und 2 Abbildungen im Text 499

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

The Anatomy of Lottia gigantea Gray.

By

Walter K. Fisher.

Leland Stanford Junior University, California.

With plates 1—4 and 13 figures in text.

Owing to the relatively large size of *Lottia gigantea* and the accessibility of fresh material, the following paper was undertaken primarily with the view of investigating the nervous system in some detail. At the same time it was deemed advisable to work out the rest of the anatomy, because for a long time many points in the organization of the *Acmaeidæ* have been subject to lively controversy. It is hoped that the present contribution will aid in settling some of these questions.

The work has been carried on at the Leland Stanford Junior University, and at the Hopkins Seaside Laboratory, Monterey Bay, California. In this connection I wish to express my gratitude to Dr. Harold Heath, who suggested to me the problem and who has since been ever ready with encouragement and kindly advice. For the facilities of the Hopkins Seaside Laboratory I am much indebted to the directors, Dr. C. H. Gilbert and Dr. O. P. Jenkins. I am likewise under obligations to Dr. W. H. Dall for naming a small collection of *Acmaeidæ* from the coast, and to Mr. W. F. Allen for several times obtaining material.

Methods. For general dissection there is no better method than to place animals, killed in fresh water, into 70 % alcohol and then into 90. After they are thoroughly hardened they should be returned to about 70 % permanently and allowed to remain a year or two. The weak alcohol makes the tissues pliable and one can accomplish more than with freshly hardened specimens. Small individuals for sectioning should be killed in either Vom Rath's fluid, or ordinary alcohol. For the circulatory system I injected fresh

material with a gelatine mass colored by a Berlin blue solution [1]). This is more successful than carmine. Injections were made into the buccal sinus, and the large vein of the mantle. Ordinary ink with alcoholic specimens is often serviceable.

Material for the nervous system should be killed in fresh water to prevent contraction, and placed in a 5 to 10 % solution of nitric acid, until thoroughly hardened or until the shell comes off easily. Then it is transferred permanently into fresh 5 %, and left in a well lighted place to macerate. If specimens are to be kept for a considerable time they may be placed in a 2 or 3 % solution and laid away in a cool dark situation. In following out any of the finer nerves it is absolutely necessary to dissect in bright sunlight. By this method one can detect many minute nerves which in ordinary light are wholly invisible.

Habits. *Lottia gigantea* is common on the coast about Point Pinos, Monterey Bay, and to the southward. Most limpets are sluggish creatures which love rough rocks and dashing air-laden waves. They are consequently found only above the level of moderately low tide, that they may be uncovered each day by the receding waters. *Lottia*, especially, shuns the sheltered coves, where the sea is still, and seeks rocky points where even during calm weather there is more or less surf from swells. It is noticeable that this species thrives best, and attains its greatest size south of Monterey Bay, where the coast is open, and exposed to the surge of the Pacific, and where on ordinary days the water, foamy and white, rushes and seethes among the rocks. Thus even at high tide the creatures are left by each receding wave, and then again engulfed by water supercharged with air. If one covers them with still water, in an aquarium, they usually attempt to crawl out, preferring the air.

It is a well known fact that limpets remain on (or at least return to) the same spot for a long time. They do, however, move about to some extent, as I was able to demonstrate with individuals near Hopkins Seaside Laboratory. About one third of those observed either merely turned around or wandered a foot or two, while the others were each day, for nearly a week, found at low tide in the same spot and position. The young of *Acmaea spectrum* (and of other species) are often found on the shell of *Lottia*, where they form

1) Mayer, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 7, p. 310.

shallow cavities in which to rest (Fig. A). It is evident here that the creature remains in the same spot for a long time.

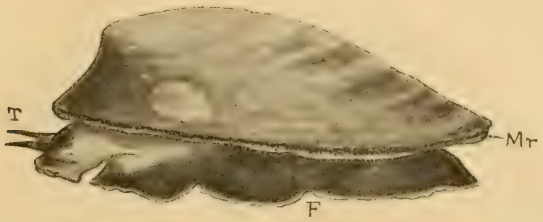


Fig. A. *Lottia gigantea*, natural size, viewed from one side. *F* foot, *Mr* mantle edge, *T* tentacle.

Lottia feeds by scraping the rocks, and its alimentary canal is usually gorged with diatoms. The length of the radula tube would seem to show that there is considerable wearing off of teeth.

External features. The outside of the *Acmaeidæ* is almost too well known to need mention in this connection. But as *Lottia* differs in several respects from *Acmaea* a short description is here appended. The shell varies from oval to elliptical in outline and when oval is broadest toward the posterior part. In specimens of average large size the length of the shell is 55 to 60 mm, by 45 to 50 broad, and 16 or 17 high. The peak is low and is situated well forward, which enables one to recognize the young animals at a glance. The outside of the shell is usually rather uneven from growth lines and faint ridges radiating from the peak. These show more plainly about the margin. The outer surface of the shell is a light brownish, or sometimes green from algae, but the muscle scar and mantle portion of the inner surface are dark rich brown, frequently disposed in zones of different intensity, and all more or less faintly iridescent. The color of the central portion is a dull bluish white varied with brownish.

The mantle is well developed and broad, bearing a cordon of branchial lappets, which are absent however in front, opposite the opening of the pallial cavity. This recess is situated on the head as in all limpets, and is roofed by the mantle hood. There is a well developed ctenidium on the left side, attached not along one sinus as in the Rhipidoglossa, but by the base, something after the fashion of the chiton gill. This ctenidium, which has two series of lamellae extends diagonally across the head, and when fully relaxed the tip

protrudes from the pallial cavity. There are two osphradia, one on either side of the top of the head. The left, which is slightly the

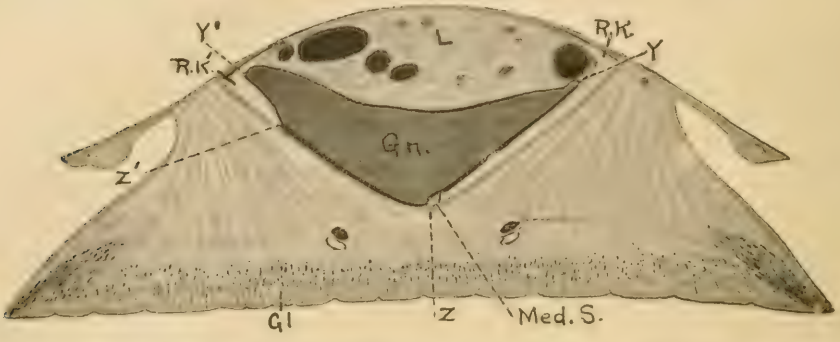


Fig. B. A cross section taken about the middle of the body to show the course of the muscle fibres of the shell muscle, and the disposition of gland cells in sole. *Gl* mucous cells in sole, *Gn* gonad, *Med. S* median blood sinus, *L* liver, *R. K* right kidney, *R. K'* that portion on left side of the body, *Y, Y'* point where blood vessels of gonad pass into membrane between gonad and right kidney, *Z, Z'* ventral line of attachment of this membrane.

larger, is in front of the base of the ctenidium, while the right occupies a similar position with respect to the anal opening. The large

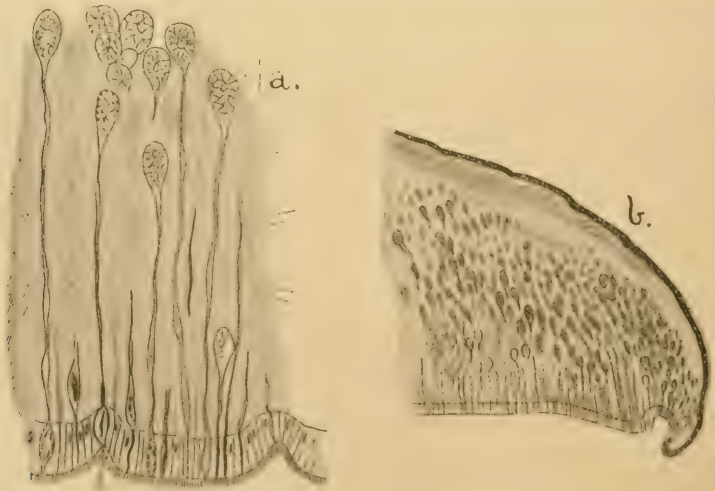


Fig. C. a) a few gland cells of foot enlarged, b) edge of anterior portion of foot showing the abundance of gland cells.

right ureter opens into the pallial cavity on the extreme right and posterior side, while the anal aperture is just to the left of it. The

left ureter is a tiny aperture on the left side of the rectum, which itself extends diagonally into the mantle cavity. The two feelers, situated on either side of the head, have slightly swollen bases, and are constantly moving when the animal is exploring. The eye is found on the outer and lower side of each tentacle. The foot is similar to that of other Docoglossa. There is no centralized pedal gland but individual mucous cells are very numerous throughout the sole, more especially in the anterior third, and around the margin. These gland cells are very large and are often situated deep in the tissue of the foot. They possess roundish or oval deeply staining bodies, with exceedingly long necks, by which the mucus reaches the surface (Fig. C). The epithelium of the sole is columnar, yellow, and covered with numerous short cilia. That of the sides of the foot, front of head, and distal portion of tentacles is black.

The attachment surface of the shell muscle is horse shoe-shaped, as in all limpets, and the free ends in front bound the mantle cavity on either side. The course of the muscle fibres is shown in Fig. B.

Dr. Harold Heath has found specimens of *Acmaea spectrum*, and likewise of *Nacella sp.*, less than a millimeter in length, which possess a tiny nautiloid coil at the apex of the flaring shell. This larval coil is soon lost through decollation, and the familiar conical shell of the adult is left. Unfortunately at the time of writing these specimens have been temporarily mislaid, so that a figure of this interesting and important feature cannot now be published.

Digestive System.

The mouth is nearly circular and opens ventrally when the head is held in a natural position. The lips, which form a wide wrinkled border about the aperture, are covered with an epithelium of rather high cells, and are roughly divisible into three zones. Near the margin there is a double furrow passing completely around, and the inner and deeper groove (*Sg* Figs. 7, 11, 18) is lined with cells which differ from those over the rest of the snout in being higher and staining more readily with haematoxylin. There is, moreover, a granular substance which stains densely, in the distal half of many of the cells. Between this groove, which may be more especially sensorial than the remainder of the lips, and the edge, one finds the outer smooth zone. Lastly between the sensory groove and the mouth opening the epithelium is closely beset with minute, sharp, cuticular teeth, which point inward. They are exceedingly numerous and are developed

between the epithelial cells, their bases resting on the basal membrane. But they are also bound one with another by the thin cuticle which covers the lips. In *Acmaea digitalis* THIELE [1]) has described similar structures but his figure (105) shows that they are simply projections or tiny spines on the cuticle, very similar to those on the palps of *Lottia gigantea* presently to be described. It is probable that these teeth in some way aid in scraping, or at least retaining small particles of food (*At* Figs. 7, 18).

The mouth leads directly into a spacious buccal or oral cavity. Within this the following features are to be noticed: the jaw, palps, radula, sublingual organ, subradular pouch, sublingual groove, and lateral pouches. The jaw is a rather pliable structure, and bounds

Fig. D. Cross section through head in region of mouth, to show sublingual organ and palps. *At* area of teeth on lips, *BC* buccal cartilages, *B.S* buccal sinus, *C.P.C* cerebro-pedal connective, *C.Pl.C* cerebro-pleural connective, *Df* dorsal fold of pharynx, *J* jaw, *M* muscles of tentacle, *N* nerves in tentacle, *Ph* pharynx, *Pp* palps, *Sg* sensory groove of lips, *Sub.L* sublingual organ, *T* tentacle.

the forward side of the oral cavity. It bends backward and downward at either side and forms a deep horny trough in the "upper" or forward lip. As has been suggested by THIELE this structure probably protects the lip from the radula teeth. But the heavy muscles attached to it would suggest that it also serves a more active function. It is noteworthy in this connection that the subradular furrow (Fig. 11, *Sub.L.F*) serves the same purpose for the lower or hinder lip, and

1) Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken, in: Z. wiss. Zool., V. 72, 1902, p. 338.

when seen from the outside, resembles an incipient lower "jaw". As shown in Figs. D and E the jaw is secreted by a fold of the same epithelium which lines the remainder of the buccal cavity, and in fact the inner surface of the jaw is in direct continuation with the cuticle which covers to a greater or less thickness all the interior of the mouth. The upper and outer corner of the jaw is thin and rounded (Fig. 10) and rests over the knob of each anterior lateral cartilage of the buccal mass. It has no connection with this cartilage, but is held in place by a heavy muscle (*15* Figs. 4, 5, 9, 10) which passes downward under the cartilages, and partly attaches to their under surfaces, partly continues with the same muscle of the other side. Hence this muscle is a sort of anchor which tightly binds the jaw against the anterior lateral cartilages. Muscle *15* is also attached to these cartilages, and serves as a support or binder for them. Another strong muscle (*16* Figs. 5 and 9) originates from the hinder end of the main cartilages and attaches on each side of the jaw below 15. Both 19 and 25 are retractors attached to the edge of the jaw and they serve to anchor it in place, as do also the small muscles (*20* Fig. 3). I am unable to judge just how much these muscles, 19 and 25, are able to retract the jaw. Undoubtedly 15 holds the structure firm whenever it is used for scraping, if such is its use.

In this connection the buccal cartilages may be mentioned. Their general appearance when viewed from above can be better seen from Fig. 13 than described. The two main cartilages end posteriorly in ventrally directed divergent prolongations, which serve for the attachment of the heavy muscles working the radula. Anteriorly the blunt terminations are closely apposed and form the support of the rasp or odontophore. The two lateral cartilages are attached to the median ones only by dorsal and ventral muscles which hold them firmly in place. The median cartilages are bound together by loose tissue of the same nature as that composing the cartilages themselves, though much less firm. Small transverse muscles also aid in this binding. The cells composing the cartilage tissue are large with heavy walls and prominent nuclei. In section no cell substance is seen, only the heavy meshwork formed by the walls.

The palps are two thick folds of the lateral walls of the buccal cavity, extending from each side toward the center, where they meet, and when the animal is not feeding, cover the radula and sublingual organ (*Pp* Figs. 2, 4, 5, 9, 11 etc.). Their dorsal and ventral limits are well shown in Figs. 2 and 4. The position of the palps, sub-

lingual organ, and radula, when the animal is feeding, is illustrated by Fig. 11. The portion of the palp which appears smooth in this figure, is covered by columnar epithelium (Fig. E) over which is a thin cuticle beset with tiny sharp points or spines. The wrinkled portion of the palps (in Fig. 11) does not possess these minute points. In the upper part of the palps large mucous cells are present in the muscle and connective tissue (*M. C* Fig. E). Blood from the sublingual artery has free access to the spaces within the palps, which are undoubtedly extended or swollen by this medium. Special retractor muscles (*6* Fig. 9) are present. These are well developed and extend from the interior of the palps to the posterior end of the buccal cartilages. A very abundant nerve supply springs from the lingual ganglia. Without any doubt there are no structures about the mouth which are so highly sensory as these.

The radula possesses no peculiar features, and its relations are shown in Figs. 2, 4 and 11. The muscles manipulating it are described below. On either side of the area of teeth there are chitinous wing-like expansions and these seem to function chiefly for the insertion of muscles (Fig. 16). The radula tube, just behind the buccal mass, passes out of the cephalic artery in which it is encased, and enters the blood sinus of the head, or head cavity, on the left side, then plunges into the visceral mass, being surrounded by the visceral artery. It then follows a course backward between the loops of the intestine (Fig. 1), curves to the right in the lower layer of the liver, then upward, and bends forward, returning to a point just above its entrance to the visceral mass. Here it reënters the head cavity, and ends in a little knob, attached to the anterior aorta, where it divides into cephalic and pedal arteries. In Fig. 14 the arrangement of teeth is shown.

The sublingual organ hangs from under the end of the odontophore into the subradular pocket. To all appearances it is a mere fold of the epithelium, wrinkled transversely when not turgid with blood. But it is really a quite definite structure, as is now well known. In cross section it is triangular because of a slight longitudinal constriction on either side, where the organ joins the dorsal wall of the subradular pocket (Fig. E). Seen from the front, when the creature is feeding, its relations are shown by Fig. 11. Fig. 4 gives an idea of its position when viewed from the side. The organ is covered with a cylindrical epithelium which secretes a heavy cuticle, produced into sharp teeth, forwardly directed. These tiny teeth are

rather smaller than those on the lips, and are disposed in irregular transverse rows. They are larger on the posterior half of the organ and extend forward nearly to the tip, and on either side, to the longitudinal groove. They have been noted and figured by THIELE in *Acmaea digitalis*, *A. virginea* and *A. viridula*. The interior of the organ is filled with muscles except a large central space where the blood enters. This supply of blood is derived directly from the sublingual artery, a ventral branch of the cephalic, and both observation and experiment show that the organ is distended by the blood. It is retracted by special muscles lying under the radula protractors. The nerve supply, which is rather rich, springs from the subradular ganglia. These ganglia are situated on the lower side of the subradular pocket

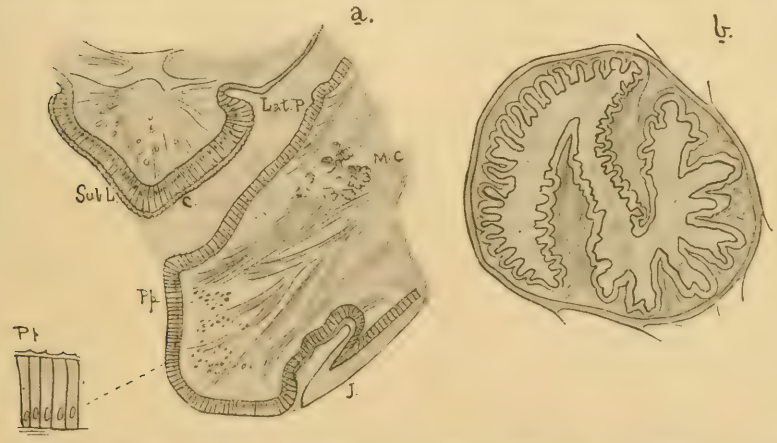


Fig. E. a) the sublingual organ and one palp from Fig. D enlarged. *c* cuticle, *Lat. P* lateral pouch, *M. C* mucous cells; b) cross section through rectum near left ureter to show folds in walls.

at its far end, and are connected by slender nerves with the lingual ganglia. Nerves are given off which pass along the dorsal wall of the subradular pocket and spread out in a network under the epithelium of the sublingual organ. One is not prepared to say definitely whether or not the sublingual organ is homologous with the subradular organ of the chitons but it is certainly a significant fact that the sublingual organ is innervated by the subradular ganglia, which I believe are homologous with those of the chitons. These ganglia will be treated more fully under the nervous system.

Extending backward under the odontophore and sublingual organ is the subradular pouch (Fig. 4). Along the middle of this is a trough-

like depression leading out onto the "lower" lip. It is lined with thick cuticle, secreted by a cylindrical epithelium. At either side the epithelium rests on a core of supporting cells resembling those which make up the buccal cartilages. This sublingual groove acts as a track on which the sublingual organ slides out and back, with the working of the odontophore, and the cuticle is probably a protection against the teeth of the sublingual organ.

The lateral pouches of the oral cavity are merely pockets on either side of the odontophore, between it and the palps.

Just above and almost in communication with the palps, on either dorso-lateral wall of the oral cavity begins a thick fold (*Df* Figs. 2, 4, 9). These two presently become the dorsal or greater folds of pharynx and oesophagus. From their commencement just above the palps, to about the beginning of the pharyngeal or posterior buccal gland, the folds are filled with mucous cells of large size, which open into the oral cavity, or pharynx, as they are forwardly or posteriorly situated. Each cell (*M. C* Fig. 25) consists of a long tube leading from the epithelium through the connective and muscular tissue, to the base of the fold where it ends in a vacuolated expansion, the cell proper. This stains deeply with haematoxylin. It is probable that the cells secrete mucus which may serve to entangle bits of food into a sort of string. In fresh specimens, yet alive, these folds are seen to be covered with a transparent glairy secretion and are of a pale yellowish color. The epithelium of the folds or ridges is columnar and ciliated, the cells being higher than those forming the remainder of the lining of the posterior portion of the buccal cavity.

The oral cavity passes into the dilated pharynx or crop. The opening of the radula tube is covered by a prominent lip. There are regular constrictions in the pharynx which form rather deep lateral pockets, but the mid-dorsal and mid-ventral regions are occupied respectively by the dorsal or greater and ventral or lesser folds of the pharynx and oesophagus. The former begin, as mentioned above, in two dorso-lateral ridges of the oral cavity. These rapidly approach each other (Fig. 2) and come to occupy the mid-dorsal line, with the beginning of the pharynx. At the posterior end of the pharynx they pass to the left, around the oesophagus (*Df* Fig. 6), come to lie on the ventral side, and finally reach the right side, where they end abruptly with the proventriculus or fore chamber of the stomach (*Pro*). The two folds are so deep that the free edges are folded back, as they hang in the narrow lumen of the oesophagus. Smaller, length-

wise plications on these greater folds are also to be seen. The lesser fold of the oesophagus begins as two ridges at either side of the opening of the radula tube (*Vf* Fig. 2). These converge, and at the posterior end of the pharyngeal cavity unite to form a single fold with two free edges, which, like those of the greater lamellae, turn back. The width of the lesser fold is scarcely a fifth that of the greater. This ventral fold follows a course exactly on the opposite side of the oesophagus from the other, and as shown by Fig. 6 comes to lie on the dorsal and finally on the right side of the oesophagus, ending like the other, after completing a turn of nearly 270 degrees. The epithelium covering both the greater and lesser folds is composed of high ciliated cells with numerous interstitial gland cells which stain deeply with haematoxylin. These cells have the same structure as the mucous cells opening into the buccal cavity, as described above, except that the long slender neck is wanting. The mucous cells pass into these interstitial cells of the oesophageal folds by degrees, from a shortening of the long tube and a gradual lessening in size. In the connective tissue between the two layers of each fold is a blood sinus, which communicates with the network of sinuses in the connective tissue and muscular covering of the oesophagus, and these in turn with a special oesophageal artery, with the visceral artery, and also with the blood sinus of the head cavity.

Between the greater and lesser folds, the lateral walls of the pharynx are thrown into pockets as before mentioned. These pockets become smaller posteriorly and with the commencement of the oesophagus proper are mere spaces between close-lying folds, whose relations with the others can be readily made out in Fig. 2. These also end with the proventriculus, and are covered with cylindrical epithelium, the gland cells being scarce or absent.

There are two paired glands in the oral region of the alimentary canal. The anterior or buccal gland is really situated behind the posterior or pharyngeal gland, but opens by a long glandular duct, into the oral cavity on a dorso-lateral fold, above the palps (Fig. 2 *Bg*, *Bg.D*, *Bg.D'*, also Figs. 1 and 6), and is hence counted first. This pair of glands might easily be overlooked in dissection because they are very inconspicuous. It is only the ducts that afford a good landmark. But in fresh unhardened specimens they appear white, and hence are easily seen. The buccal gland of the right side is spread out over the septum which separates the head cavity from the viscera, in a thin layer, and dorsally mingled with connective tissue extends

about the visceral loop. That of the left side is a trifle more elongate and has a similar position, being wedged in between the septum of the head cavity and the gonad, and posteriorly between the gonad and oesophagus. It is all but impossible to differentiate this from the wall of the oesophagus in a preserved specimen. If the septum of the head cavity on the right side be removed, however, and stained with haematoxylin, cleared and mounted, the gland is seen to consist of many tiny lobules, which, uniting, form larger ones, till a racemose structure is the result. Out of this, several collecting tubes unite into one, which passes forward beside the pharynx, as described above. Under the microscope the duct is seen to consist of a central cavity lined by small cubical cells, rather indistinct. Either in the lumen or to one side a small nerve (arising from the stomatogastric ganglia) passes along the whole length of the duct. Crowded about the small cells lining the lumen are large cells of two sorts: lesser pear-shaped cells full of heavily stained granules, and greater, more numerous, much vacuolated ones (Fig. 12). The gland itself is simply a repetition of this structure, save that the small lining cells are absent except in the collecting tubes. In many of the lobules there seems to be little or no lumen. In a whole-mount of the gland the granular cells stain heavily and can be readily detected. They are outnumbered by the larger vacuolated kind. I am unaware of the nature of the secretion.

The posterior, salivary, or pharyngeal glands (Figs. 1, 3 etc. *Ph. G*) are conspicuous, being tufted structures on either side of the pharyngeal dilation. They are composed of groups of small finger-like blind tubes opening into tiny pockets, which, in turn are divisions of the lateral sacculations of the pharynx (Fig. 8). Rarely these acini or ultimate glandules are branched once, and the tips, in preserved specimens at least, are likely to be slightly swollen. In fresh specimens the acini are very long, reaching, if turned back, quite across the pharynx. The epithelium lining the tubules is low, the cells possessing small deeply staining nuclei. In the distal part of the tubule the lumen is filled with loose tissue, apparently proliferated from the epithelium, which seems to store the secretion, for when empty only cell walls are seen. The secretion stains deeply and is found in the distal end of the glandule. In *Acmaea patina* this gland is relatively much smaller, the acini being larger and scattered, not in little bunches or tufts. Similarly the anterior or buccal gland is larger and the component parts more conspicuous. Otherwise they seem much alike in

the two species. In *Acmaea patina* the lateral walls of the pharynx are much more extensively and intricately folded than in *Lottia gigantea* and the lateral pockets are deeper. It would seem that the walls are glandular.

The oesophagus passes nearly directly backward from the pharynx, to slightly beyond the middle of the body, lying beneath the stomach and distal arm of the intestine, and being covered by a portion of the gonad. It turns to the right to enter the fore chamber of the stomach (Fig. 1). After another constriction the canal widens out into the stomach which curves around the liver and, making prominent posterior and anterior elbows, arrives again close to the proventriculus, and slightly under it. Except in the distal end where it curves downward, the stomach lies in one plane, juxtaposed to the distal arm of the alimentary canal. At the extreme anterior end of the stomach the large liver duct empties into the lumen. Along the ventral wall, and on the opposite side along the dorsal wall, there is a ribbonlike tract, running from the fore end of the stomach well into the intestine, where the epithelium is raised in little close-set crosswise plications, like an "endostyle" (Fig. 17 *S*). I do not know the function of these ridges. Beyond the stomach the intestine passes forward and makes a turn in the region of the subintestinal ganglion. Turning sharply backward a complete loop is executed under the forward arm of the stomach, and another forward elbow is made, in advance of the previous one, and fairly behind the septum of the head cavity and right buccal gland. From here the course is obliquely backward and to the left, under the oesophagus. After an S-shaped turn under the proventriculus the intestine curves upward and forms a final loop around the stomach passing forward and to the right, to open into the mantle cavity immediately to the left of the right nephridial papilla. The course of the canal can be much more easily understood from Fig. 1. The walls of the rectum are folded longitudinally (Fig. E) the folds completing a partial spiral. Two folds are much larger than the others, and the walls of these are in turn plicated. The epithelium is composed of high clearly defined cells with nuclei near the base, a very thin cuticle and abundant cilia, about one-third or a half as long as the cell itself.

The liver lies in the spaces between the intestine, from the gonad below to the dorsal wall above. It almost completely covers the stomach, and extends forward around the anterior bends of the canal.

Its ultimate branches are essentially tiny blind ducts or lobules, the lumen of which is surrounded by the liver cells.

From a joining of these, larger spaces or sinuses are formed, till finally the main collecting canals result, which uniting into one, open into the stomach at its anterior end. The liver cells line the duct to its union with the stomach.

Excretory System.

The nephridia. The nephridia of the Docoglossa have given rise to considerable controversy, not only respecting their extent but also regarding the so-called reno-pericardial canals. The *Acmaeidæ* have more especially been the subject of debate in recent years. As to the extent of the kidneys there can be no possible doubt, for in *Acmaea mitra*, *A. spectrum*, *A. pelta*, *A. patina*, *A. scabra* and *A. persona*, as well as in *Lottia gigantea* essentially the same relative positions are held by the right and left nephridia, and the disproportion in the size of the two also obtains in all these species. Consequently it is with considerable perplexity that one must regard the remarkable results of Béla Haller's work on *Lottia viridula* [1]). In fig. 15 of his "Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier" the right nephridium is represented as made up of two relatively small sacs joined by a narrow neck. One of these sacs opens to the exterior, the other communicates by a remarkable passage with the pericardium. The animal which possesses such a nephridium has no place in the *Acmaeidæ*. As suggested by Willcox (in: Zool. Anz., Jg. 1901, p. 623) Haller has probably taken only a portion of the right kidney, calling the rest coelom. Even with this explanation, there are other incongruities in the figure which are not explained, as, for instance the wide mouth, into the right kidney, of the reno-pericardial duct. This does not accord with the condition found in every Acmaeid which has so far been examined by other observers, nor with the structure in the *Patellidae*. As a matter of fact the opening is excessively small.

When the shell is removed from a yet unhardened *Lottia gigantea* the extent of the large right nephridium is easily observed through the dorsal body wall, by reason of a dark green excretion which covers the renal epithelium. The nephridium is thus seen (Fig. 20 *R.K*, in blue) to encircle almost the whole visceral mass from right

1) Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier, Leipzig 1894.

to left and to end in a cul-de-sac immediately behind the pericardium. Peripherally it is bounded by the spindle muscle, but toward the liver many finger-like pockets form a sinuous and irregular outline. Below, however, where the renal epithelium stretches over the gonad (or rather over the coelomic epithelium), there are none of these pockets. On the right side of the body the right nephridium extends, as shown by Figs. B and H to the mid-ventral line of the cavity which holds all the viscera, and from the hind wall of the buccal sinus in front, nearly to the upper edge of the spindle muscle behind. On the left side, its dorso-ventral dimension is much less, only about one third that of the right side. The remainder of the space to the mid-ventral line is taken up by the gonad surrounded by a potential secondary body cavity or coelom. A ground plan of the right kidney would be shown by Fig. K. In front, on the right side, there exists most of the free space of the kidney. The fact that the anal opening and the large right ureter extend out into the mantle cavity, as a sort of papilla, divides the forward portion of the nephridium into a ventral or subanal, and a dorsal or rectal portion (Fig. F *RK'* and *RK*). The rectal portion is thus an outpocketing into the pallial cavity and the subanal an encroachment on the buccal sinus. The two are separated by a portion of the mantle cavity, and where the rectal and anal portions fuse to form the main cavity of the kidney there is a ridge of muscular tissue as shown in Fig. 26, which is simply a fold of the body wall. From the upper or rectal part, the kidney opens to the exterior by a large ureter, with thick muscular lips. The reason for distinguishing carefully these rectal and subanal portions — purely artificial divisions I admit — is to locate more clearly the opening of the reno-pericardial canal and gonad duct. In its very forward part, the right kidney is so large that it extends practically from the mid-ventral line to the mid-dorsal, but the reader must remember that through most of its course, the cavity is largely occluded by encroachments of the visceral mass and gonad, especially during the breeding season.

The dorsal wall of the kidney from within presents a curiously fenestrated appearance, due to the intricate outsacking of the renal epithelium through all the interstices caused by several layers of innumerable veins. These veins form a net over the cavity, as described under the circulatory system. This characteristic appearance extends over all the area colored blue in Fig. 20.

In sharp contrast to the right kidney, the left is very small. It

is situated on the dorso-sinistral side of the rectum, on that part which extends freely into the pallial cavity (*L.K*, in red) and opens like the right, abruptly to the exterior. This opening is near the anterior end of the kidney and is much smaller than the right ureter. It does not form a papilla like the right. The dorsal wall of the left kidney is also fenestrated. The extent of the cavity is best shown by Figs. 26 and F. Although the two kidneys approach each other very closely over the rectum, so close indeed that the acini seem to interdigitate in some places, I have been unable to find an actual connection between the cavities of the two.

The left nephridum, as well as the right, is actively excretory, and the epithelial linings of the two are identical. The epithelium is columnar to cubical, according apparently as it is situated over a highly vascular area, or over one with little blood, as for instance the muscular outer wall of the body (shell muscle). A large part of the epithelium is what is usually called low columnar. The cells which have roundish or oval nuclei are not very definite of outline, and are clogged with fine granular matter, and often with bodies about half as large as the nuclei. This granular matter, together with the larger transparent bodies, is found thickly packed among the fine cilia with which the epithelium is beset, in such a manner as usually to obscure the cilia. Such excreted matter, as seen in sections, is undoubtedly the decolorized greenish material which stains the kidney during the life of the animal. The epithelium of the left kidney is as active as that of the right and there is considerable of a blood supply considering the diminutive size of the organ.

The reno-pericardial canals. In *Lottia gigantea* both nephridia are in communication with the pericardium. This agrees with what Goodrich [1]) and Pelseneer [2]) have found in other species of the Docoglossa. (Compare Fig. F with Pelseneer's fig. 100, l. c., tab. 11.)

The reno-pericardial canals are not short and to be seen in a single transverse section, but are long and lie in several planes, and are rather difficult to follow throughout their whole length. By means of an injection of ink in one specimen, and the fortunate

1) Edwin S. Goodrich, On the reno-pericardial canals in Patella, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 41, 1898, p. 323.

2) Paul Pelseneer, Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques, Bruxelles 1899.

presence of gas in the canal of another, I was able to follow these ducts quite to the papilla by gross dissection. The relations are shown in Fig. 26.

The canals are for the most part prolongations of the pericardium, only that exceedingly small portion within and just adjacent to the papilla (which marks the opening into each nephridium) is ciliated and possesses a high epithelium (Fig. G).

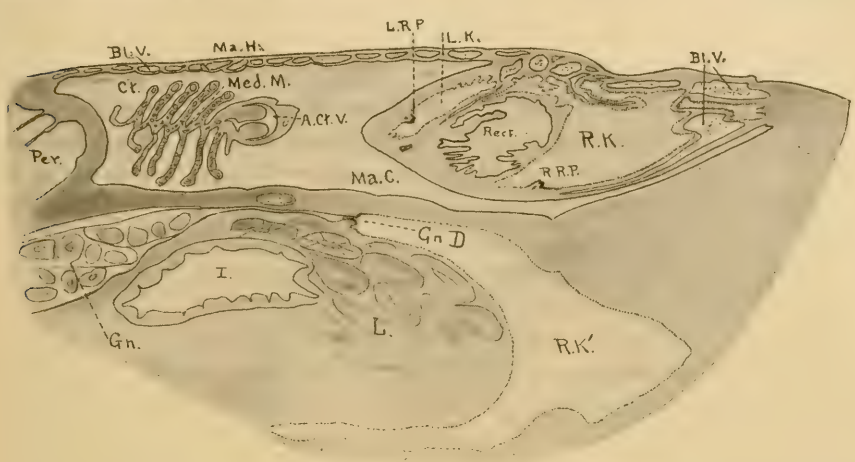


Fig. F. An oblique transverse section through portions of the right and left kidneys, mantle cavity, gonad, and visceral mass of right side to show openings of reno-pericardial canals and gonoduct. The gonoduct is actually somewhat in front of this section. *A. Ct. V* afferent ctenidial vessel, *Bl. V* blood vessel, *Ct* ctenidium, *Gn* gonad, *Gn. D* gonoduct, *I* intestine, *L* liver, *L. K* left kidney. *L. R. P* left reno-pericardial pore, *Ma. C* mantle cavity, *Ma. H* mantle hood, *Med. M* median membrane of ctenidium, *Per* pericardium, *Rect* rectum, *R. K* rectal portion of right kidney, *R. K'* sub-anal portion of right kidney, *R. R. P* right reno-pericardial pore.

The right posterior corner of the triangular pericardium narrows down abruptly to a funnel-shaped opening directed toward the right and slightly downward. This canal on reaching the rectum divides into two branches, the left passing forward along the outer wall of the left kidney to a short distance behind the left ureter, where it opens into the nephridium by a tiny papilla, lined with high epithelial cells beset with long cilia. The other branch of the pericardial prolongation dips down under the rectum, and comes to lie close beneath the renal epithelium of the rectal, or upper, portion of the right kidney. It then turns forward, parallel to the rectum, and opens by a tiny papilla, with a ciliated lumen, near the ureter (Fig. 26).

Thus the two reno-pericardial canals open into, or are continuous with a funnel-like dextrally directed diverticulum of the pericardium, and do not open separately into the main triangular pericardial cavity. Furthermore it is evident that the nephridial ends of these canals are far removed from the pericardium proper, and each opens, in relatively the same place, near each ureter.

Fig. G. Aperture of left reno-pericardial canal into left kidney, very much enlarged.

These canals and openings I have carefully examined also in *Acmaea patina* and *A. spectrum*. In these species the reno-pericardial ducts hold the same relations as in *Lottia gigantea*, and likewise the papillae are similarly situated in each nephridium. In *Acmaea spectrum* the papillae are a trifle larger in proportion to the size of the animal, than in *Lottia*.

The Reproductive System.

The gonad is situated beneath the alimentary canal and lies (Fig. 1) in a special compartment which is probably a portion of the secondary body cavity. During the breeding season (evidently about midwinter) it is so enlarged as to much exceed in size the other viscera. If these are stripped off, the gonad appears as in Fig. 23. It is then seen to reach from the buccal sinus in front to the end of the visceral cavity behind, and about its edge to extend upward nearly or quite to the dorsal wall of the body. Thus the alimentary canal seems to rest in a bowl-like hollow in the midst of the gonad. Forward, the gonad is produced into three divisions, two ventral, forwardly directed ones which encroach onto the head cavity, and a dorsal process extending from left to right behind and under the pericardium (Figs. 1, 20, 23). The end of this process is situated beneath the mantle cavity between the aorta and rectum and is sometimes quite extended. The portion of the gonad shown in Fig. 20 is merely the dorsal part of this process. The tip is well forward of the left nephridium. From this tip a thin-walled tube difficult of observation leads to the right and opens into the dorsal arm of the subanal portion of the right nephridium. This duct is lined with coelomic epithelium, and doubtless when the sex products are being shed could be more readily followed. The opening is more easily seen as it appears to be ciliated, and possesses prominent lips. The

muscular body wall ("neck") is above the duct and a portion of the liver below. In Fig. F (*Gn. D*) this tube is shown in the same section with the nephridial ends of the reno-pericardial canals, but in reality it would occur a trifle in front of the plane of this section, which is an oblique one.

In *Lottia gigantea* the sexes are separate, and there is no progressive change from male to female in the same individual. As soon as there is a definite gonad (when the shell is 10 to 11 mm, longest diameter) there is a sharp differentiation between the males and females. In animals 10 mm in length the ovaries and testes seem to have fully developed products, though the gonad is not relatively so large as in the adult. In fully grown examples, the females much outnumber the males.

I have found eggs free in the large right kidney sinus at Christmas, but unfortunately did not preserve those individuals to examine the state of the gonoduct.

Secondary Body Cavity and Pericardium.

The pericardium is described in connection with the heart. It is a triangular cavity situated on the left side of the body, well in front, so that a portion overlies the head. It communicates with the lumen of the right and left nephridia (called by some investigators the "nephridial coelom") by long tubular diverticula, which pass under the renal epithelium, and open by tiny ciliated canals at the summit of minute papillae, one near each ureter. The long canals are portions of the pericardial cavity, the ciliated funnels being only that part within the papillae.

The space surrounding the gonad, scarcely more than a potential cavity in the adult with fully developed sex products, belongs to the coelom or secondary body cavity, and not to the pseudhaemal spaces or primary body cavity. One can argue of course that this cannot be logically settled till the development is thoroughly studied. The space in question, however, is lined with the thin coelomic epithelium, is not connected with the blood system in any way, and finally opens by a slender duct (the gonoduct) into the lumen of the right nephridium. The last fact seems to be conclusive evidence that the space does not belong to the pseudhaemal system, to which for instance the lacunae among the liver lobules appertain. In very small individuals, before the sex products are formed, one can see a veritable cavity beneath the intestine and liver. In this, sex cells begin

to appear, so that all trace of a lumen is early lost. But potentially the coelom is present.

Circulatory System.

The reader is referred to the diagram of the circulation of *Lottia gigantea*, appended at the end of this account. A careful examination of this chart will place the main features of the circulation in mind, so that the following description will be easily understood.

In common with other Docoglossa the pericardium of *Lottia gigantea* is situated on the left anterior part of the dorsal side of the body. It is roughly triangular in outline and rather shallow dorso-ventrally (Fig. 22 *Per*). Its left side is formed by the anterior portion of the left limb of the U- or horseshoe-shaped shell muscle. The right side (occupied by the auricle) abuts against the mantle-hood and mantle cavity. The posterior or remaining side of the triangle lies against and over a portion of the gonad (Fig. 20). Immediately beneath the pericardium is the gonad (Fig. 1).

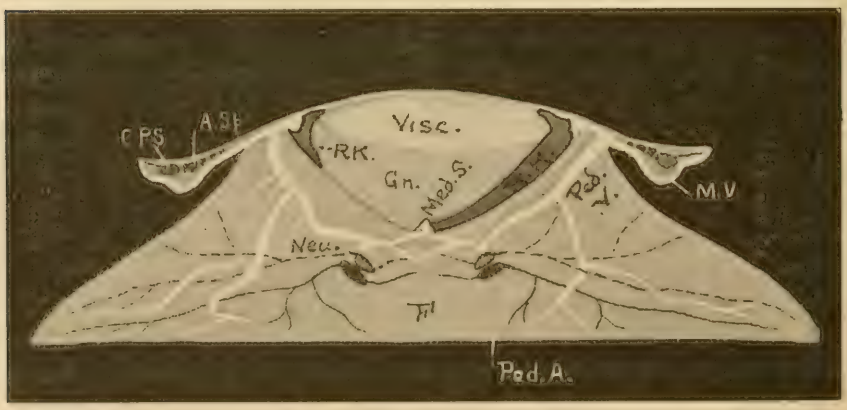


Fig. H. Conventionalized cross-section through middle of animal to show relations of arterial and venous circulation in foot and mantle. The sinuses of the foot are in white, the arteries in black. *A.Sp* arterial sinuses of mantle, *C.P.S* circumpallial sinus, *F* foot, *M.V* mantle veins, *Med.S* median sinus, *Neu* neural arteries, *Ped.A* pedal arteries, *Ped. V* pedal sinuses.

The heart consists of an auricle and ventricle. The former occupies the right side of the pericardium. Anteriorly its walls are produced to meet the pallial sinus. They join the walls of the sinus near the outer edge of the spindle muscle on all sides except the right, where the blood must enter from the pallial hood (Fig. 24).

Thus boundaries of the pericardium are formed in this direction. Posteriorly the auricle extends quite to the aperture of the funnel leading toward the kidney. Along the whole of the right side, frequent and regular openings lead into the auricle from spaces in the mantle hood, into which sinus the vessel from the ctenidium opens (*Ct. V*). Blood thus enters the auricle from 1) the circum-pallial sinus; 2) from the ctenidium; 3) from the pallial hood. By far the greater amount comes from the mantle which is the chief respiratory organ.

The auricle is a rather thin sac with prominent muscular cords running lengthwise and smaller ones crossing at various angles. Its shape changes according to different degrees of contraction. Fig. 24 gives an idea of the appearance during systole.

The ventricle may be said to occupy the posterior portion of the pericardium, along that edge of which, its walls are fastened. In front, it is joined with the auricle by a fairly large opening, guarded on the ventricle side by a two-lipped valve (*Val*). From the corners of this valve prominent cord-like muscles lead off and attach to the ventricle walls. From the lower side of the ventricle a long slit-like opening with muscular lips, leads directly to the aorta. Two portions are easily distinguishable in the ventricle. The anterior half as shown in Fig. 24 has heavy muscular walls, with cords running in various directions, but mostly lengthwise and circularly. A view of the interior presents that peculiar and characteristic fenestrated appearance, seen in so many hearts, both vertebrate and invertebrate. The posterior half has thin walls, translucent and delicate, made up mostly of fibres running at right angles to the prominent cords in the anterior half. A crease leads to either corner of the ventricle from the two ends of the aorta opening, and from this crease free slender bands of muscle lead up to the dorsal wall of the ventricle. These muscle bands seem to act as stays preventing the ventricle from encroaching too much on the aorta and thus stopping a ready flow of blood.

I have noticed in live animals in captivity that the tip of the ctenidium often vibrates rhythmically, there being usually about forty of these vibrations per minute. Each vibration consists of two parts as though recording the contraction of both auricle and ventricle. A pause is succeeded by a slight moving of the tip of the ctenidium, which is followed almost at once by a strong vibration, then a pause. These animals were in a perfectly normal condition so that if the ex-

planation of the ctenidial vibrations is correct, we may suppose the heart-beats to average about forty per minute.

Arterial System. The ventricle opens, as stated above, directly into the aorta which lies on the floor of the pericardium, nearly parallel with the posterior boundary. The anterior (aorta) and posterior (genital artery or posterior aorta) branches or parts form essentially one continuous tube, which may be considered as simply passing under the ventricle and opening without an intermediary tube, directly into the ventricle. The anterior aorta (Figs. 1, 3, 21 and 24 *Ant. Ao*) after leaving the ventricle passes through the loop formed by the visceral commissure, to the right of the oesophagus, into the head cavity where it turns abruptly downward. Just after quitting the pericardium the aorta gives off a small artery which passes over the viscera and enters the floor of the rectal portion of the right kidney, whence it sends branches to the ureter and finally reaches the circulation of the mantle. Within the buccal sinus another small branch is given off to the oesophagus. Arriving just behind the buccal mass (Fig. 3) the aorta divides into two branches, the pedal artery (*Ped. A*) and cephalic artery (*Ceph. A*). The latter passes along the mid-dorsal portion of the buccal mass, surrounding the radula tube. Almost at once a ventral branch is given off, the sublingual artery (*Sub. L. A*) which leads directly downward between the two posterior processes of the buccal mass, through the muscular tissue, and comes to lie along the ventral side of the buccal mass embedded in muscle. Here it soon loses its walls, and passes by rather definite spaces, into the sublingual organ, palps, and a broad sinus, under the buccal cartilages, by which it is in communication with a similar sinus, above the cartilages. The cephalic artery leads into the upper lip of the radula tube thence around under the chitinous wing-like projections of the radula, into the definite sinus above the buccal cartilages, just spoken of. Hence the cephalic and sublingual arteries are ultimately again in communication. The blood now either finds its way into the buccal sinus (*B. S*) or goes directly by two small openings under the palps, into spaces in the lips, which are protruded by this medium.

We saw that the aorta bends downward and divides into a pedal and a cephalic artery within the confines of the buccal sinus or head cavity. Just at this point of division the radula tube, which has come backward inside of the cephalic artery, pierces the wall of the artery on the left side and passes out into the buccal sinus, to

enter the visceral artery (Fig. 3 *Rt'*). At the point where the radula tube pierces the wall of the cephalic artery there is formed an inconspicuous crescent-shaped opening, conforming to the side of the radula tube. The flap of this opening is so arranged that blood from the heart can pass out into the head cavity or buccal sinus, but the blood in the buccal sinus even omitting the greater pressure in the aorta, is unable to enter the artery.

Before considering the pedal artery and further circulation of the foot it would be well to devote a few words to the buccal sinus. By this is meant, of course, the space about the pharynx, buccal mass, and cerebral, pleural, and intestinal ganglia, with their connectives. As is well known this is a great blood sinus, a distributing center for all the circulation of the viscera (less gonad) and a large part of the foot and body wall. In Fig. 3 the reader will gain an idea of the sinus in *Lottia gigantea*, remembering of course that all the organs are more compactly fitted together, and that only when the sinus is gorged with blood are there such generous spaces between the buccal mass and pharynx. It is evident that all the structures within the sinus are bathed with blood, directly from the heart, mixed with that which has circulated to some extent in the buccal mass. The posterior wall of the sinus is definite and both dorsally and ventrally extends farther backward than in the intermediate region. In other words the viscera encroach on the head cavity bulging the septum out. But in the region of the intestinal ganglia above, and about the pedal ganglia below, there are posterior prolongations of this head cavity. Above, it does not extend farther back than the visceral ganglion as shown in Fig. 3. The cerebro-pleural and cerebro-pedal connectives lie in small side chambers of the main sinus, which are separated from the central cavity by dorso-ventral sheets of muscle and connective tissue (Figs. 1 and 3). These side cavities communicate freely with the main head cavity by openings at the front and rear, and along the sides. From the posterior part of the floor of each of these cavities a small artery or sinus leads down into the front portion of the foot (Figs. 24, 27 *Ant. P. A*) where it divides, joining branches of that of the other side, and sending twigs forward to the very margin of the foot.

From the buccal blood sinus the following vessels arise: the visceral artery; the two important neural arteries to the foot; two small arteries to the anterior part of foot (anterior pedal arteries already spoken of); two or more small arteries to lips, and to tentacles;

and a small sinus on each side, which follows the pallial nerves for a short distance and then goes directly to the mantle. These sinuses are of small calibre and lead through the tissue of the spindle muscle to the venous circulation of the mantle (Fig. 19 *x*).

The pedal artery maintains its definite walls within the buccal sinus and through its course in the foot. After leaving the anterior aorta it bends sharply backward, passes under the commissure uniting the two anterior enlargements of the pedal cords (pedal ganglia), plunges into the tissue of the foot, and immediately divides into two branches which pursue a course directly beneath the neural arteries surrounding the nerve cords (Fig. 27 *Ped. A*, in red). The dorsal wall of the pedal arteries, forms the ventral wall of the neural. The relative position of the two may be seen in Fig. H. There seems to be no direct communication between the two, notwithstanding the intimate association, because in many specimens, in which the neural arteries had been injected from the head sinus, there occurred no passage of the injection mass (which was fluid enough to follow the finest vessels to the edge of the foot) into the pedal arteries. In fact it is a difficult matter to inject the pedal arteries in the fresh animal, as most of the material follows the cephalic or escapes into the buccal sinus and injects the visceral and neural arteries. The pedal artery sends a variable number of branches toward the edge of the foot (Fig. 27, red) and also toward the center. These branches redivide and the twigs inosculate in several places. The pedal arteries and branches supply the deeper layers of the foot.

The neural arteries, of which mention has already been made, are spaces around the two great nerve cords of the foot, and are homologous apparently, with similar arteries in the chiton, and in simple Prosobranchs (*Haliotis* and *Lucapina* for instance). The neural arteries lead out directly from the buccal sinus, and are very spacious. It is probable that considerable blood circulates through this system. Abundant branches follow all the larger nerves which leave the nerve cord, both toward the edge of the foot and mesially. These inosculate in a fine network, lying in several planes, so that is difficult to represent the system adequately. Some of the branches pass directly into known venous sinuses while others become mere capillaries before losing their identity. The neural arteries with branches supply more particularly the upper layers of the foot, and the shell muscle. I could not demonstrate in the larger branches any connection with those of the pedal artery. Such a communication may occur between the smaller twigs (Fig. 27 *Neu. A*, uncolored).

The visceral artery supplies the alimentary canal, and liver. It is one of the largest vessels in the animal, being exceeded in carrying capacity only by the anterior aorta, and possibly by the genital artery. The vessel begins by a funnel-like prolongation of the buccal sinus backward into the visceral mass. Here the vessel soon divides (Fig. 21), the divisions being the two limbs of a complete loop as shown in the figure. Within the visceral artery is the radula tube which thus curves around and reënters the buccal sinus to become attached to the anterior aorta by the end of the sheath. Starting with the left limb, which is the chief blood channel, we will find that the artery dips slightly downward into the lower layers of the liver, under all the alimentary tract, then curves to the left and lies next to the oesophagus to which numerous branches are given off. Now rising slightly, the artery makes a complete curve, just in front of the proximal end of the stomach and fore-chamber. To the left of the proventriculus a very large branch is given off to the hind portion of the viscera. This immediately divides into a dorsal and a ventral part. The former (Figs. 1 and 21 *Dors. Br*) passes directly upward and divides sometimes into three, but usually into two (anterior and posterior) branches. The smaller branches redivide excessively and form a fine network through the upper layers of the

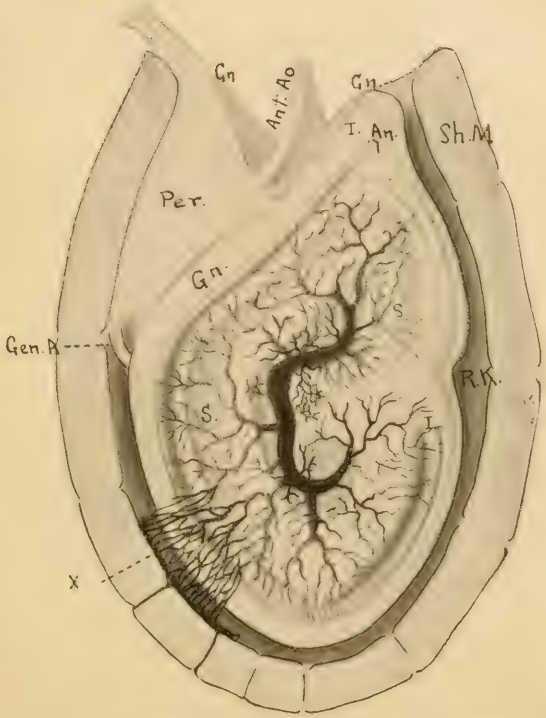


Fig. I. Dorsal view of visceral mass showing the dorsal branch of visceral artery (Fig. 21 *Dors. Br*) which spreads over the upper layers of the liver and over the stomach. *Ant. Ao* anterior aorta, *S* stomach, *X* portion of vein-net of right kidney (*R. K*) to show manner of formation from the branches of visceral artery.

liver and over the stomach and rectum. All the blood passes into vessels of the right kidney, to be detailed more fully under the venous circulation. The ventral branch (*V. Br*) also divides into numerous branches which course backward, anteriorly, upward and downward. The main posterior branch supplies chiefly the under side of the stomach, intestine, and liver. Certain branches pass under the stomach and over the distal limb of the intestine directly into the kidney network. Anterior branches supply the several coils of the intestine in that portion of the visceral mass and are better understood from the figure than from descriptions. The dorsal branch shown in this figure in deep red, arises from the anterior portion of the visceral artery and courses directly upward to supply the under surface of the anterior loop of the stomach and a loop of the intestine (Fig. 1, blue) lying under the stomach and rectum. From the curvature in front of the proventriculus the main artery turns directly forward and rises so that it comes to lie considerably above the level of the left portion. Just before joining the funnel-shaped opening from the head cavity the artery bends sharply downward. Putting the same fact conversely, the right limb of the visceral artery on leaving the common opening from the buccal sinus turns sharply upward, then backward.

The genital artery or posterior aorta, whichever one may choose to call it, passes from the outer posterior corner of the pericardium, turns downward and enters the gonad (Figs. 1 and J *Gen. A*). Here a division into anterior and posterior portions takes place, and each of these divides into a varying number of branches. The ultimate ramification results in very fine vessels, permeating every part of the gonad, and forming an intricate network, in and about the lobes and lobules of the gland, which would be difficult to show in a drawing. All the blood reaches the mantle circulation but by two different routes. A very small portion passes through slender vessels, the final branches of those lying nearest the upper surface of the gonad (Fig. J *XX*), directly into the venous meshwork of the kidney. To understand the course of the remainder it will be necessary to turn aside for a moment. The cavity of the coelom, or secondary body cavity, in which the gonad lies is separated from the large right kidney space by a prominent membrane. This is attached to the muscles of the floor of the hollow in which all the organs lie, along the median line (*Z* Figs. B and K), from the boundary of the buccal sinus in front nearly to the attachment surface of the spindle muscle

behind. From here the line of attachment turns again forward and parallel to the curvature of the spindle muscle, to the corner of the pericardium, following a course about one-third of the distance from the upper edge of the shell muscle to the median line of attachment (*Z'*). It is obvious that the space between the membrane and the muscular wall is the right kidney: that centrally between the two parts of the membrane, occupied mostly by the gonad, is the coelom. Vessels which reach the edge of the gonad (*Y* Figs. J, K and B), and these include the greater number, pass directly into this membrane just described (*X* Fig. K), where they intercommunicate and course ventrad. Those of the right side reach a median venous sinus, which follows the line of attachment of the membrane along its whole length, and opens posteriorly into a vessel leading through the spindle muscle, directly to the mantle circulation (*Med. S*). The blood in the small portion of the membrane on the left side of the body (*X'*) enters mostly spaces lying directly under the superficial layer of muscle on the floor of the coelom, whence it reaches the median sinus. Some, however, works backward through the inosculation of these veins in the membrane, and reaches the median sinus near where it passes through the spindle muscle. From these remarks it is evident that the greater part of the blood from the gonad reaches the mantle circulation without entering the vascular network over the dorsum of the nephridium,

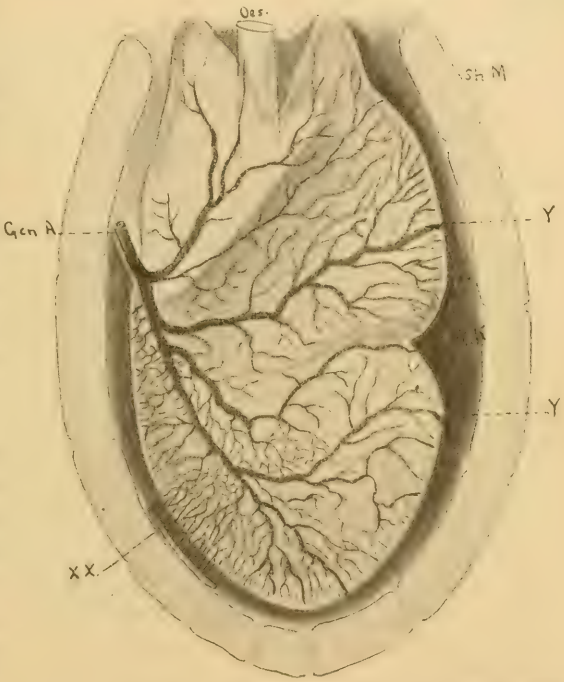


Fig. J. Gonad, with alimentary system removed, viewed from above to show branching of genital artery (*Gen. A*). *XX* showing a few vessels passing into vein-net of kidney, *Y*, *Y* place where vessels leave gonad and pass into membranes (Fig. K) separating gonad from right kidney.

presently to be described. However, the blood, circulating through the membrane between kidney and gonad, is directly under the renal epithelium, and is thus subject to its action. A very small portion does pass into the dorsal vascular network, direct from the gonad, while some may reach the vessels of the visceral circulation and thence arrive at the kidney. I have not been able to demonstrate

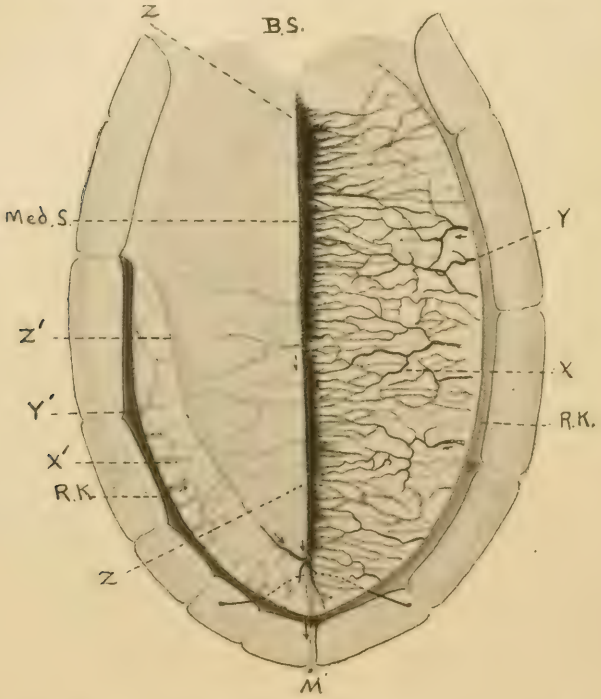


Fig. K. The gonad has been removed from Fig. J, to show the manner in which blood from gonad reaches median sinus and mantle. *B. S* buccal sinus, *Med. S* median sinus emptying posteriorly into mantle circulation at *M*, *R. K* cavity of right kidney, *X*, *X'* membrane separating gonad from right kidney, composed of coelomic epithelium and renal epithelium fused, the blood sinuses including the median sinus, occupying space between these two epithelia, *Z*, *Z'* line of attachment of above membrane to muscular body wall, *Y*, *Y'* point where vessels leave gonad to enter membrane.

this, however, as it is beset with considerable difficulty. In conclusion it might be well to state that the entire circulation of the gonad is closed, and that the space about the gonad is not a primary body-cavity or pseud-haemal sinus as Miss WILLCOX believed to be the case in *Acmaea fragilis*, but almost without doubt appertains to the secondary body cavity or coelom.

The great circumpallial blood sinus which conducts the aerated blood to the auricle is best considered with the venous circulation.

Venous circulation. The blood which is collected from the various organs of the body reaches for aeration, the ctenidium and mantle, the latter being the most important respiratory organ. From these two structures it is carried to the heart. Blood to the pallium may either come directly, as is the case with the greater part of that of the foot and gonad, or it may pass through the meshwork of vessels of the kidney, as happens with the blood from the visceral artery.

The venous sinuses of the foot are shown in Figs. 19 and H. They are greater in calibre than any of the arteries of the foot, with the exception of the pedal arteries. Their course, which is somewhat devious, and in several planes, is best understood by a comparison of the two figures. About twelve of these vessels are present corresponding to the rather constant number of veins piercing the shell muscle and leading from the kidney blood sinus to the mantle. A prominent branch results from the anastomosing of numerous sinuses in the lower parts of the foot. This passes upward and joins another branch or branches which come from the central portion. These divisions in the central part of the foot lie above the neural artery (Fig. H, in white) and communicate with each other by rather irregular and fairly large sinuses, and also by much smaller ones. Into these sinuses many small arteries open directly. Transverse venous sinuses are also in communication with the median longitudinal sinus already spoken of under the circulation of the gonad. Each vessel which results from the union of branches from the lower parts of the foot, and those from the median portion, courses upward and outward, to open into the transverse vessel leading from the kidney vein to the mantle (*19*). The median sinus, though classed with the pedal circulation by reason of its connection with very numerous cross sinuses lying within the muscular tissue of the foot, itself, of course, lies at the base of the membrane separating the coelom from the right kidney, and along with the other vessels in this membrane, may be said to be a definite lacunar space between the exceedingly thin epithelium lining the coelom, and the thicker epithelium lining the kidney cavity. The two epithelial linings are hence fused to form one membrane. In the diagram of the venous circulation of the foot only the more prominent vessels have been shown.

So far as I have been able to observe, all the blood from the visceral artery reaches either the mantle or the gill by way of the

vein-net of the kidney. The final peripheral ramifications of the visceral artery pass into the dorsal wall of the kidney, where there are several layers of these vessels, among which the kidney spaces, lined with ciliated epithelium, form an intricately fenestrated structure. The limits of this excreting portion of the right kidney are shown in Figs. 20 and 22. These vessels then open into the kidney vein (*K.S*) which nearly encircles the body, on the inner side of the spindle muscle, at its upper edge. From the kidney sinus, ten vessels, five on each side, pierce the spindle muscle just under the shell and on reaching the mantle divide into many branches (Fig. 19) which distribute the blood for aeration close under the epithelium.

As shown in this figure the mantle hood covering the mantle cavity over the head, is highly vascular. Vessels are distributed to it directly from the anterior (right) portion of the kidney mesh, and also from a forward prolongation of the kidney vein. On the left side this blood flows directly into the circumpallial sinus as it turns toward the heart, but in front, the joining with the sinus takes place less directly, in a manner to be described shortly in connection with the mantle circulation.

In Fig. 21 a portion of the stomach and intestine is shown with some of the branches of the visceral artery passing directly into the vein-net of the kidney. Finer twigs of both the dorsal and ventral branches of the visceral artery are drawn together, so as to show the relation of the two (see also Fig. I). Not all the blood from the visceral mass reaches the kidney so directly. Many of the smaller arteries branch and rebranch to capillary fineness, particularly those of the upper layer of the liver, and the blood passes into minute spaces or capillary lacunae between the lobules of the liver. It finally collects in more or less definite spaces between the dorsal surface of the liver and the dorsal epithelium of the body, and thence passes into the vein-net of the kidney. Hence the space or cavity in which the alimentary canal and liver lie, must be regarded from an anatomical standpoint at least, as a blood space, homologous with the visceral cavity of the chitons. It should be remembered in this connection that the cavity is so completely packed with liver tissue and alimentary canal that only the minutest lacunae survive, and that in point of fact, no sinus as such now exists. This primary body cavity or pseudhaemal space is separated from the coelom, or secondary body cavity below, in which is the gonad, by a thin epithelium, which

is, however, of sufficient thickness to be seen in gross dissection, if sufficient care be taken.

The blood, on reaching the mantle, courses through a rather intricate system on the lower surface, as shown in Fig. 19, and is distributed to the many lamellae. Around the free edge of each of these runs a vein, which proceeds thence to the edge of the mantle after dividing and subdividing many times. These minute vessels are found close under the epithelium, which here consists of rather low cylindrical cells. From the edge of each lamella or lappet very many tiny veinlets pass dorsad on either surface just beneath the low epithelium, whence the blood finds its way into numerous venous spaces on the lower surface of the mantle. Thence it either courses toward the edge of the mantle, some of it entering the circumpallial sinus by minute openings in the floor, the rest probably following the other surface blood to the mantle edge, or it passes almost immediately upward through rather indefinite tiny sinuses and enters the arterial spaces (*A. Sp*) through small and inconspicuous openings. The blood which circulates in the border of the mantle through the fine veinlets, is carried to the large circumpallial sinus by dorsally situated sinuses, some of which open into the main vessel on the outer side, others on the dorso-lateral. Between the circumpallial sinus (which conveys the purified blood to the heart) and the inner edge of the mantle there are very definite spaces, situated above those veins which carry blood to the mantle from the kidney sinus. These arterial sinuses are quite distinct from the veins, which when injected can be seen below them, if one removes the dorsal wall of the mantle. When this is done it is easy to demonstrate that no direct connection, unless of the very minutest sort, exists between the vessels below and the sinuses above. Such a connection exists, however, with the capillary spaces of the lappets. These sinuses communicate with the circumpallial vessel, by frequent openings. If the reader will imagine the dorsal and ventral sheets of muscle which cross the mantle from inner to outer edge, as being separated by a definite cavity extending from the circumpallial vein to the inner edge of the mantle, and if he will further imagine these two sheets bound together by frequent dorso-ventral trabeculae of muscle and connective tissue, he will gain an idea of the structure of the lacunae.

In conclusion I might repeat by way of emphasis that venous blood reaches the circumpallial sinus only by very fine vessels, after

having been exposed beneath the epithelium to air (at low tide) or sea-water. During this exposure it is presumably aerated.

The blood in the circumpallial artery reaches the heart from two directions, very probably, the current dividing and setting forward from somewhere in the posterior region of the body. From figures it will be noted that the vessel is situated about midway between the two edges of the mantle, if any thing closer to the free margin, and

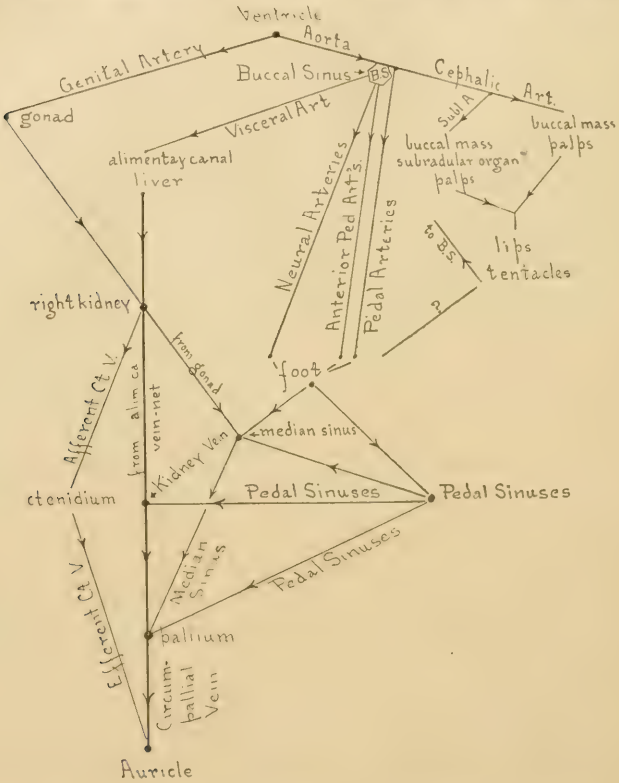


Diagram of circulation of *Lottia gigantea*.

not, as HALLER figures it, near the inner or attached edge. I strongly suspect this investigator has confused the circumpallial vessel ("Mantelrandvene") with the vein shown clearly in Fig. 19 near the inner edge of the mantle. This, of course, is in the venous circulation of the mantle. (Diagram.)

Ctenidium. The single ctenidium is located in the left side of the mantle cavity and extends obliquely forward and slightly toward the right. It is attached by its base to the wall of the mantle cavity

along the whole of the right side of the pericardium. The afferent ctenidial vessel leaves a short sinus above the left kidney and is much less roomy than the efferent vessel. Two stout muscles pass along its dorsal and ventral sides, and a nerve along its outer, buried in the muscular wall. This vein drains blood from the left nephridium and the fore part of the vein-net of the right.

The vein leading from the ctenidium opens into a sinus of the mantle hood, whence the blood reaches the auricle through numerous openings. This vessel also possesses two muscles and a double nerve. The leaves of the gill are arranged in a double, or dorsal and ventral, series and are attached at their bases to a median membrane, through which the blood can pass from one vessel to the other. About the edges of each gill-leaf is a rather prominent space through which the main stream of blood passes, and from which it seeps, by lesser spaces toward the base of the lamella. The histology has been described by Haller (l. c.).

There is little foundation for Thiele's dictum [1]) that the single ctenidium of the monobranchiate Docoglossa is a secondary structure and that the primary gill has degenerated. As a matter of fact nothing is known of the development of these forms, while everything about the structure points to the fact that the existing ctenidium is not secondary. The nervous supply is very abundant and springs from the selfsame ganglion as does that of the corresponding gill of *Haliotis*, which this investigator is so anxious to prove primitive and in a direct line of descent. Furthermore the attachment of the gill by its base in the *Acmaeidæ* is much more similar to the condition in the chitons, than is that of *Haliotis*, where the gill is fastened along the side of the efferent vein. The passage of the blood in *Lottia* from the ctenidium into a pallial sinus, and thence into the heart is more primitive than the direct connection found in *Haliotis*, and again agrees more closely with the condition of affairs found in chitons. Here both the vessel distributing blood to the gills, and that bearing it to the heart are no more than pallial spaces, into which the two main vessels of each ctenidium communicate. Consequently it would seem ill-advised to insist very strongly on the secondary nature of the Acmaeid gill, until something definite is known of the development of these forms. The structure and relations of the organ can just as readily lead to the opposite conclusion.

1) Thiele, l. c. p. 332 and 356.

The Mantle.

In all the *Acmaeidæ* the mantle has become a most important auxiliary organ of respiration, and in such forms as *Scurria* and *Lottia* may be said to have reached its acme in this respect.

For the sake of discussion the mantle may be divided into an outer or glandular zone and an inner or branchial zone. As shown in Fig. 19 the inner zone is taken up by the so-called branchial cordon which extends completely around the animal, with the exception of a small space in front. This cordon consists of lappets, roughly semicircular in outline which hang from the lower side of the mantle and afford an increased surface for the aeration of blood. Each lamella consists of a plate of muscle and connective tissue, between which and the cubical epithelium are very many blood spaces as shown in Fig. M. These lappets appear late in the development of the animal. Small individuals do not possess them, the mantle appearing in all respects like that of an *Acmaea*. In an example with a shell 17.5 mm long, the branchial cordon is in the process of development. The lappets appear as buds and although the cordon is as complete as in the adult the lappets in the anterior part of the pallium are slightly larger and more numerous than those posteriorly, showing perhaps the locality of first appearance. Occasional examples occur as large as 22 mm, in which there is no trace of the cordon, but 20 mm is the usual length at which it appears. I have one specimen as small as 19 mm in which the cordon is like that of the adult. By the time the creature has reached the length of 23 to 24 mm the lamellae are always fully developed. Consequently when under 20 mm in length, *Lottia gigantea* does not possess its generic character!

The circulation of the mantle is considered under the circulatory system, and the complex innervation under the nervous system.

In the outer zone of the mantle, between the circumpallial vein and the free border is the glandular portion. At the margin empty three separate glands which by reason of their relative position have here been designated merely as dorsal, middle and ventral pallial glands (Fig. L). Running around the edge of the mantle is a shallow groove. Into this the median gland opens, while the dorsal and ventral empty respectively above and below it, as shown in the figure. The dorsal gland (*Dors. Gl*) consists of several layers of pear-shaped cells with large nuclei, and long necks which pass between the epi-

thelial cells. This gland is rather inconspicuous because it usually does not stain deeply. The middle gland seems to consist of a long string of cells, lying over the ventral gland. It is probably branched

Fig. L. Cross section through glandular margin of mantle, left side, much enlarged. *Circump. N* circumpallial nerve, *Circ. P. V* circumpallial vein, *Dors. Gl* dorsal pallial gland, *Gl* glands emptying onto lower surface of mantle, *Mar. F* marginal furrow, *Med. Gl* median gland, *S. St* sense stripe of mantle, *V. Gl* ventral gland.

in a horizontal plane as portions appear detached through several sections. The cells are smaller than those of the upper gland and

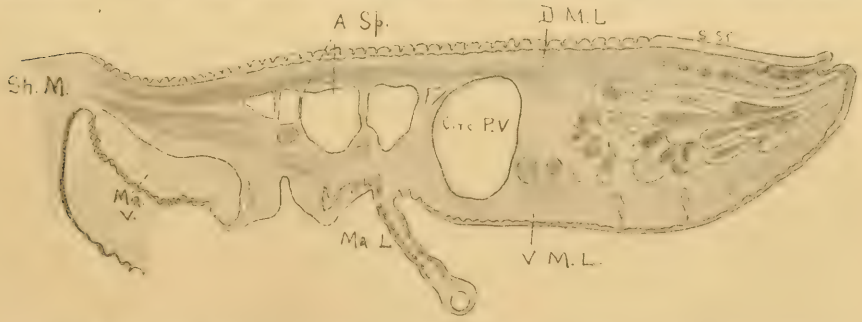


Fig. M. Cross section through whole of mantle to show relation of vascular to glandular area. *A. Sp* arterial spaces, *D. M. L* dorsal muscle layer, *Ma. L* mantle lappet, *Ma. V* mantle veins, distinct from arterial spaces, *V. M. L* ventral muscle layer.

contain granules. The ventral gland (*V. Gl*) is conspicuous as it consists of gigantic cells, of various sizes. These cells possess very definite walls and narrow down from a pouch-like form to a narrow neck

which becomes very slender before piercing the epithelium. Most of the cells contain a finely granular secretion which tends to harden in the center of the lumen, leaving a clear space next to the walls. Sometimes the cells are quite empty. In the fully grown animal these glands occur at frequent intervals with glandular spaces between them, but in very young individuals the glands are relatively much enlarged so that there is a continuous cordon of them around the mantle. As the animal increases in size, they tend to withdraw from each other and become segregated as definite bundles of cells. It is probable these glands are concerned with the secretion of material of the shell which consists of several layers. Along the ventral side of the mantle, large gland cells occur at frequent intervals (Fig. L *Gl*).

The muscular system of the mantle consists of a dorsal and a ventral transverse, or edge to edge, layer with dorso-ventral bundles at frequent intervals. There are also many oblique fibres, but not disposed in any definite bundles. The strong dorsal and ventral layers serve to contract the mantle toward the spindle muscle whenever the animal is irritated.

The epithelium of the dorsal side is much higher than that of the ventral side and is pigmented. On the left side of the animal the outer fourth of mantle has a zone of rather thicker epithelium on the dorsal side. This epithelium is not thrown into lengthwise wrinkles as is the rest, and contains little pigment. It has been called the mantle sense organ by HALLER, who found ganglion cells under the epithelium.

Along the edge of the mantle are many little sense papillae, sunk in shallow pits lined with pigmented epithelium. Fine branches of the mantle nerves terminate in these papillae.

Muscular System.

In this connection only the muscles of the buccal mass will be considered. In life they are bright pink in color, and one can see the reddish tinge through the dorsal wall of the head. This color is in sharp contrast to that of the other muscles of the body, namely the foot, spindle muscle, heart, mantle, et cetera, which, as is well known, are whitish.

On account of the very definite and rather rapid set of movements in connection with the radula, when the creature is feeding, we find developed in the buccal mass clear cut groups of muscles. In the accompanying figures each muscle has been numbered so that it can

be seen from several points of view. In each succeeding figure taken in the order of 3, 10, 9, 4, 5, 16 and 13, a few muscles have been removed so as to uncover deeper-lying ones. In this manner it is believed the relationships of the several groups can be clearly seen. Bilateral symmetry is observed in all the muscles, or groups of muscles. The retractors of the buccal mass (*3*) are attached to the posterior processes of the cartilage and originate on the floor of the head cavity between, and just in front of the pedal ganglia. Auxiliary oblique muscles (*13*) are found in connection, which act as depressors, and permit of a lateral movement of the mass. The protractors are much heavier than the retractors and there are two sets of them on each side, namely the lateral (*7*) and right and left inferior protractors (*8*). The latter originate just behind the mouth on the floor of the head cavity and are inserted near the retractors on the posterior processes of the cartilage. It is probable that muscles *10* and *12*, especially *12* which passes from the lateral processes or knobs of the cartilage to the dorsal wall of the head cavity, may act in manipulating the buccal mass as a whole. Two very well developed sets of muscles work the radula. The major retractor of the radula (*1*) is very conspicuous, being disposed in cord-like bundles, which, originating on the latero-ventral surface of the cartilage, pass up over the top and are inserted along the edge of a horny wing-like expansion of the forward end of the radula (Figs. 4 and 16 *1*). Under this, next to the cartilage, is a tendinous sheet, the minor retractor of the radula (Fig. 16 *2*), which originates on the posterior process, and ventral side of the cartilage, and is inserted along the under side of the wing-like expansion of the radula (stippled *2'*). This muscle must have a splendid purchase on the whole expanded portion of the radula. The protractor of the radula (*9*), in texture resembles the major protractor, and originates on the posterior knob or process of the cartilage, passes along its ventral surface and is inserted on the horny wing of the radula, below the major retractor. Fig. 4 shows the relation between these two. Muscles *10* and *11* (Fig. 10) also probably act as protractors of the radula tube. Muscle *4* seems to act as a retractor of the dorsal lip of the radula tube. Contractions of the set marked *5* (Figs. 9 and 10) would widen the oral cavity. They are inserted along the heavy lateral folds of the buccal cavity. The retractors of the palps (*6*) originate on the posterior knobs of the cartilage and pass directly forward to be inserted all along the interior of the

"inner lips", which as pointed out in another connection are so abundantly supplied with nerves that they almost certainly subserve the function of taste, or something allied thereto. The presence of a strong retractor is a necessity to withdraw such highly sensitive structures. Muscle *14* (Figs. 9 and 10) is small. It probably retracts the forward portion of the pharynx. Its origin is on the radula tube, and insertion along with muscle *5*. Muscle *15* is a stout bundle which passes from the dorso-lateral wing of the jaw (inner surface) and lateral knob of the buccal cartilage of each side, underneath the cartilage, where a portion may be said to have its origin. But a goodly part of the muscle appears to simply continue from the insertion on the jaw and knob of one side, under the cartilages, to a similar insertion on the other. As will be seen by Fig. 13, the "lateral knobs" of the radula supports are in reality separate pieces of cartilage which are anchored to the main radula support by muscles (*23*). Consequently *15*, which is probably a mixed muscle, acts as an anchor for these cartilages and a depressor of the jaw (?). It also acts as a strengthener of the whole cartilage, which would tend (from a longitudinal line of weakness along the middle) to fold together. *15* acts in exact opposition to any such strain. Muscle *16* (Figs. 5, 9 and 10) is inserted on the jaw and originates on the posterior knob of the cartilage. Its contraction would tend to draw the jaw inward and downward. Muscle *25* is similarly situated, though it is outside of all of the buccal muscles, and is attached to the upper and outer edge of the jaw. The sheet of muscle *17* is thin and passes from side to side connecting the two lateral knobs of cartilage, and the major portion ends in an aponeurosis of connective tissue fibres in connection with muscles *16* and *8*, and the sheet lies between the two, above *8* and below *16*. A thin sheet of muscle (*19* Fig. 3) extends over the dorsal half of each side of the buccal mass, covering the retractor major of the radula. Its origin is on the posterior knobs of the cartilage. It is inserted partly on the jaw (upper edge) and extends partly as muscle *22*, to the outer lip, or proboscis. The contraction of this muscle would tend to lift the jaw and fore part of proboscis. Small muscles (*20*) pass from the jaw to the head wall, while others (*21*) anchor the pharynx and pharyngeal pockets to the wall. Muscle *22* is partially a continuation of *19*, but the greater part of the thin sheet attaches along the upper edge of the jaw. Bands in connection with this pass through muscles *20* like basket-work. Muscle *18* (Figs. 3 and 10) properly not belonging to the

buccal mass but to the side of the head cavity, is a thin sheet of white muscle and connective tissue, often interrupted or divided into several bands, segregating the cerebro-pleural and cerebro-pedal connectives into side pouches of the head cavity. In Fig. 13, showing the dorsal view of the buccal cartilages, a muscle (*23*) is shown, which anchors the lateral cartilages to the main radula support. Another muscle (*24*) passes between the two halves of the support, and binds them closely. The tissue between these two halves is rather soft and not rigid enough to form a firm connection.

Nervous System.

Cerebral ganglia and nerves arising therefrom (Fig. 33). The cerebral ganglia are situated on either side of the buccal mass at the base of the tentacles, and are connected one with the other by a long ribbon-like commissure, which embraces the front of the buccal mass. Each ganglion, as well as the cerebro-pleural and cerebro-pedal commissures, is situated in a sort of incomplete side chamber of the head sinus, formed by thin dorso-ventral sheets of muscle (*18* Fig. 3). From each ganglion the following commissures and nerves arise: the cerebral commissure, labial commissure, cerebro-pleural and cerebro-pedal commissures, two prominent nerves to the lips (*ul*, *ul'*), a strong tentacle nerve (*tn*), a very slender nerve to the eye (*op*), several minute nerves to the base of the tentacle (*tn'*), a fine nerve to the otocyst and two small nerves to the dorsal wall of the head cavity (*hw*).

The cerebral commissure lies perfectly free in the head cavity, but is held in place to a certain extent by slender muscle bands which anchor the buccal mass to the front wall of the head sinus (Fig. 3). From the upper edge of the commissure three or four, probably more, very fine nerves are given off to the head wall. Below the cerebral commissure, and from the anterior ventral portion of each ganglion two important nerves (*ul*, *ul'*) pass downward and forward into the musculature of the lips, particularly the portion in front. These two nerves soon anastomose and also send a branch or two backward to join nerves from the labial ganglia. As shown by the figure (Fig. 34) the system not only supplies the lips but also, by dorsal branches, the whole front of the head.

From the outer face of each ganglion three sets of nerves pass into the tentacle of that side. Counting from the front the first, as already mentioned, is the tentacle nerve (*tn*). This soon divides into

a number of branches, which distribute themselves radially and proceed to the tip of the tentacle. Next is the fine optic nerve, which runs parallel and close to the tentacle nerve, straight to the eye, which is situated beneath the integument near the base of the tentacle. The third set arises just back of the optic nerve and consists of a variable number of minute fibres which pass outward to the outer side of the base of each tentacle.

From the hinder end of each cerebral ganglion the cerebro-pleural and cerebro-pedal commissures pass backward and slightly inward. The former, which is considerably the larger of the two, rises outermost. Between them and closely appressed to the cerebro-pleural connective the otocyst nerve is seen to originate. This passes backward still close to the connective, to the otocyst (*ot*) which is situated on the ventral surface of each pleural ganglion. As the two commissures proceed backward they diverge more and more, the pedal bending inward to join the pedal ganglionic mass. From the cerebro-pedal connective of each side there are given off two, sometimes three, nerves to the ventral and lateral walls of the head (*p'*). These branch and some of the twigs anastomose. One or two fine nerves are also given off from the cerebro-pleural connective. It would appear that the septa separating, from the main buccal sinus, the chambers in which lie the connectives, serve in a measure to protect the commissures during the vigorous movements of the buccal mass. Several fine nerves are given off to these septa from the cerebro-pedal connective (see Fig. 3).

The labial ganglia and subradular ganglia (Figs. 37 and 38). The two labial ganglia are found imbedded in the protractors of the buccal mass, each one beneath and a little to the side of the subradular pocket. The cerebro-labial commissure departs from the inner and lower side of each cerebral ganglion which is produced or extended toward the labial ganglion of that side. Ganglion cells extend wholly across the connective, though scarce in the middle portion of the commissure. This is also true of the rather more slender commissure uniting the two labial ganglia. From the anterior face of each labial ganglion three strong nerves (*Ppn*) are given off to the palps (*Pp*). These branch freely and anastomose in such a manner as to form an astonishingly complicated network of nerves, passing upward to the uppermost parts of each palp, and also downward to the lower border. A small cross nerve connects the innermost palp nerves of each side. From the anterior and lower side of

each ganglion there also arise two nerves (*il*, *il'*) which innervate the lower lips (or posterior, if the head is held in a natural position). The outermost of these nerves seems to anastomose in several places with branches of the labial nerves (*al'*), from the cerebral ganglia. Nerves from the labial ganglia may therefore be said to innervate primarily the palps, and lower lip. From the outer end of each labial ganglion arises the stomatogastric or buccal commissure (*StgC*). This commissure passes upward around the buccal mass to the stomatogastric, or buccal, ganglion of its respective side. In its lower portion the commissure is rather flat and ribbon-like, but above becomes constricted. A description of the stomatogastric ganglia will be given later. From the lower part of each stomatogastric commissure a fine nerve (*bn'''*) passes downward and backward through the protractor muscles and was lost near the origin of these muscles on the posterior processes of the buccal cartilages.

Béla Haller has rightly contended that subradular ganglia are present in the Docoglossa, but the statement has been denied by various other observers.

In *Lottia gigantea* I have found what I believe to be the subradular ganglia. They are small, and are connected by very definite nerves with the labial ganglia. They are most certainly not connected, as Haller believes, with the pedal ganglia. At the base of the stomatogastric commissure of each side a slender nerve (*Sub. R. C*) is seen to depart into the protractor muscle, having a course backward and upward. When about opposite the hinder end of the subradular pouch, this nerve divides into two branches, one passing backward, the other inward and forward. This inner branch goes directly to the subradular ganglion of its side. The subradular ganglia (*Sub. R. G*) are situated on the under surface of the lower wall of the subradular pouch near its hinder end (see also Fig. 4), and sometimes right at the end. Each ganglion lies obliquely, from a direct transverse line, pointing forward. In one or two specimens there seemed to be a very slender commissure uniting the two. To find them it is only necessary to remove the ventral wall of the buccal sinus, working from below, then to remove the protractors and to part the muscles lying above these. The ventral wall of the subradular pouch is then seen, and near the hinder end the two small ganglia.

Running forward along the ventral wall of the subradular pouch is a very delicate nerve from the inner end of each subradular ganglion.

Opposite this from the posterior end of each ganglion there also departs a much more prominent, though delicate nerve, which passes around the hind end of the subradular pouch, and then proceeds forward. Almost at once each divides into three branches, as shown by Fig. 38. The outermost ones turn directly at right angles and proceed outward over the dorsal wall of the pouch. The others (*Sub. R. N*) go forward and anastomose, branch, and form a delicate network over the whole sublingual (or subradular) organ, and anterior portion of the dorsal wall of the subradular pouch. These nerves can be made out only in a carefully macerated specimen, as they are extremely delicate. Their position seems to be in a thin connective tissue basis, beneath the epithelium.

From the subradular commissure a long slender nerve (*Ppn'*) is given off on each side, forward to the palps, and can be traced as far as indicated in the figure. Another very tiny nerve is given off to the subradular pouch from the point where the commissure turns forward. From this point also, as already indicated, a long nerve (*bn*) passes backward in the radula protractors to the hind end of the buccal mass, whence it proceeds to the sublingual artery and becomes too small to follow further. From this nerve, about half way from its origin to the end of the buccal mass, two other nerves are given off into the heavy muscles. One (*bn'*) passes forward above the subradular pouch (innervating the forward portion of the radula protractors) and the outer (*bn''*) goes forward and outward. I am unaware of the final distribution.

The subradular ganglia were also found in *Acmaea patina* and the main connections and nerves followed out. These were identical with those of *Lottia gigantea*. I have no hesitation in saying that the ganglia are characteristic of the *Acmaeidæ* in general. The theoretical bearings of the presence of these ganglia on the relationships of the Docoglossa are most important and it would be entirely superfluous to detail them in this connection.

Pedal ganglia and nerves (Figs. 30 and 33). The pedal ganglia are the largest in the animal, and consist essentially of an anterior thickened portion on each side, two long pedal cords, and three distinct commissures (*Pc*, *Pc' Pc''*). The pedal cords (*Ped. G'*) are really elongated ganglia. In front, the main thickened pedal ganglia (*Ped. G*) are connected by a heavy commissure (*Pc*), in which are numerous ganglion cells. The cerebral and pleural connectives enter each ganglion on the anterior face, which is produced forward

and outward the meet them. Practically the whole of the pleuropedal connective is ganglionic. The pedal cords pass directly backward and outward in the cavity of the neural arteries and form with the posterior commissure (*Pc''*) a rude ellipse. Just back of the anterior commissure (*Pc*) is a small and very distinct secondary commissure (*Pc'*) uniting the two cords. Ganglion cells extend part way across the posterior commissure (*Pc''*). Back of this connective the pedal cords (*Ped. G''*) are still ganglionic, and remain so till the branching takes place.

Three sets of nerves are given off from the pedal ganglia and cords: 1) those innervating the foot proper, 2) small nerves supplying the spindle muscle, 3) fine nerves given off on the inner side of the cords to the central portion of the foot. The foot nerves (*Ped. N*) are by far the largest, and they leave the pedal cords on the outer and lower aspect. Usually there are about sixteen nerves to each side, but the number varies, and an exact bilateral symmetry of number is by no means constant. The nerves pass downward and outward in a slanting plane, and very soon begin to branch, and anastomose with those next to them, the net becoming finer and finer as the edge of the foot is approached. Not only is there a branching in this single plane but also, to a more limited extent, in dorsal and ventral directions. Usually about half way from the pedal cord to the edge of the foot rather prominent ventral branches depart from the main pedal nerves, and these in turn ramify over the sole of the foot. So many nerves end in the edge of the foot it is not surprising that the margin is one of the most sensitive portions of the whole animal. In watching the creatures crawl one sees at once that they depend largely on this restless margin for orientation, and that as they move along it responds to any irregularity or roughness of the surface quite as quickly as do the tentacles. The pedal cord beyond the posterior commissure loses its ganglion cells and divides, just as do the ordinary foot nerves, the branches anastomosing freely with those of the nearest pedal nerves. In front, also, there is a continuous network in the anterior portion of the foot, as indicated in Fig. 36.

The nerves supplying the spindle muscle (*Sh. M. N*) are small and are imbedded in the superficial muscles of the body wall. Like the pedal nerves, they vary, apparently, in number. The anterior most of these nerves are the largest and they are also more easy to follow. An anastomosis takes place between them and this apparently occurs throughout the length of the animal. The posterior nerves are quite

delicate, and are difficult to make out for any great distance in the muscle, even in well macerated specimens. All these nerves pass nearly to the upper edge of the spindle muscle, where it joins the shell, but in dissection were invariably lost here.

The median pedal nerves (*Ped. N'*) are also very slender. There are from fifteen to twenty of them to each cord, and they anastomose with each other and also to a limited extent with those of the opposite side. They are so delicate that one finds great difficulty in following them in the tough muscle of the body wall.

Pleural ganglia and mantle nerves (Fig. 30). The pleural ganglia are connected with the pedal ganglia each by a short, thick ganglionic cord. The ganglia are not precisely alike in shape by reason of a slightly different arrangement of the nerves which are given off. Each is produced for some distance dorsally, being, as it were, drawn out by the visceral commissure. In the right this prolongation is more nearly vertical than in the left, because the visceral loop lies to the right of a sagittal plane. By a comparison of the several figures, the reader will have no difficulty in making out the shape of the ganglia and the origin of the nerves.

From each ganglion the following sets of nerves arise: mantle nerves, the visceral commissure or loop, several nerves to the alimentary canal and viscera, on the left side a nerve connecting the left pleural ganglion with the osphradial or ctenidial nerve, and an unimportant nerve to the body wall.

Each pleural ganglion gives rise to a pair of prominent nerves to the mantle, the anterior pallial (*A. P. N*) and posterior (*P. P. N*) pallial nerves. Those of the right side will be considered first. After leaving the right pleural ganglion they diverge slightly, both however passing outward. Before reaching the upper edge of the spindle muscle the posterior pallial turns backward and soon enters the body wall a short distance below the attachment surface of the spindle muscle. The right anterior pallial, having divided into two branches, turns a little forward and plunges into the shell muscle. These pallial nerves like their fellows of the left side are free from ganglion cells. They are white glistening bands, somewhat flattened and ribbon-like near their origins, but soon round like other nerves, and become constantly smaller. Immediately after entering the tough spindle muscle the anterior branch of the right pallial divides into two parts. At the inner edge of the pallium these two branches diverge, one passing forward in the mantle, the other backward. Each again divides

into smaller branches which pass toward the periphery of the mantle and join the circumpallial nerve (*C.P.N*). This nerve completely encircles the animal. It lies at a constant distance from the mantle edge, and on the outer border of the circumpallial blood sinus. All the pallial nerves and their branches ultimately reach and join it. A description of the nerve will be deferred till later. Occasionally the tertiary branches of the pallial nerves again divide before reaching the circumpallial. The hinder branch of the anterior pallial (right), after entering the spindle muscle, turns sharply backward and pursuing this general direction divides into two branches which join the circumpallial at about the middle of the animal. While still within the muscle this posterior branch of the right anterior pallial is joined by a slender nerve (*R.Par*) given off by the right osphradial nerve. I have called it for convenience of description the right posterior parietal nerve. That of the left side has very similar connections. The anterior prolongation of the right osphradial (*R.Par'*) joins, in the mantle, the right anterior pallial nerve. Consequently the osphradial nerve may be considered to divide into two terminal branches, both of which unite with the pallials. This is true of the left side also, as will be seen later.

The right posterior pallial passes directly backward conforming somewhat to the trend of the spindle muscle, which it soon enters and follows nearly to the hind end of the animal, giving off enroute three main branches, which reach the circumpallial after again dividing. As it nears the hind end of the animal the posterior pallial (right), now very much attenuated, passes out onto the mantle and near the median line turns abruptly toward the circumpallial which it joins. A very much slenderer nerve, in fact quite the smallest in that vicinity (*P.P.N''*), leaves the posterior pallial just as it turns to join the circumpallial and running a short distance parallel with the last, joins the attenuate, final branch of the left posterior pallial. Thus the ends of the two posterior pallials are joined by a short, fine nerve, which completes an inner ring as it were. It does not need but a glance however to show that this inner ring does not at all resemble Haller's[1]) "Mantelrandnerv" which is figured as of the same calibre throughout, and with scattered ganglion cells, which the posterior pallials do not possess.

As on the right side, there are two main pallial nerves issuing

1) Haller, l. c., fig. 1.

from the left pleural ganglion. They pursue likewise the same relative directions. But while it is the anterior right pallial that branches near the ganglion, on the left side it is the posterior. The left anterior pallial does not branch till after it has passed into the thick tough tissue of the spindle muscle. Here three branches are given off, which, pursuing different directions, redivide on reaching the pallium, and ultimately join the circumpallial nerve. The left posterior pallial divides into two branches very soon after leaving the ganglion, and both enter the spindle muscle sooner than the corresponding nerve of the right side. The anterior branch presently leaves the other, to which it has been running parallel for a short way, and turning outward passes under the left side of the pericardium, and on reaching the spindle muscle turns backward. Here it receives the posterior left parietal (*L. Par*) which, like the right, is a terminal branch of the osphradial nerve. The pallial nerve then divides, on reaching the mantle, and joins the circumpallial. The course of the other branch of the posterior pallial is much like that of the posterior pallial of the right side. As noted above a slender nerve joins the two near their ends (*P. P. N''*).

The circumpallial nerve. As has already been indicated the circumpallial nerve (*C. P. N*) forms a complete circle around the animal, near the mantle edge. It lies on the inner border of what has been called the gland zone, and just outside the circumpallial blood sinus, about midway between the dorsal and ventral surfaces of the pallium.

The branches of the pallial nerves join the circumpallial from below, passing under the circumpallial sinus. Throughout this nerve ring there are ganglionic cells scattered in the form of frequent nodes, particularly where the large pallial nerves join, and where the more prominent branches to the margin depart. The appearance of the circumpallial with its frequent loops can best be gained from the figure. The nerves which depart to the margin of the mantle vary considerably in size. They anastomose in a very intricate way, and where the more prominent join each other there are tiny ganglionic swellings. The final branches of these nerves reach the mantle border and most of them enter the little sense papillae which are here very numerous. This point can be determined by dissection. Other branches pass downward.

Another system of branching is present, though not developed to the degree that the nerves to the mantle edge are (Fig. 31). These

nerves usually leave the pallial nerves just as they pass under the circumpallial sinus, before joining the ring nerve. They pass upward over the sinus and branch out under the epithelium of the dorsal surface of the pallium, branches passing both inward and outward (*M. N'*). They lie above the main marginal system.

There is still another set of nerves in the mantle, which are very difficult to demonstrate, and can be seen only in particularly favorable specimens. It so happens sometimes that in specimens macerating in weak nitric acid, a stage arrives where all the muscular and connective tissue becomes semi-transparent or translucent, but the nerves are not affected at all and remain opaque and whitish. If one secures such a favorable specimen he will be able to see these nerves under bright sunlight. They are exceedingly fine and branch over the floor of the sinus and arterial spaces of the mantle in such a way that if the dorsal sheet of muscle is stripped off the mantle, no further dissection is necessary to show them (*M. N''*). They are apparently given off from the circumpallial, or some of its branches, because they are more prominent in the region of this nerve, and fade out toward the inner edge of the mantle. No direct connection with the circumpallial could be demonstrated, because so soon as one would try to lift it up, the very delicate connections would be broken, if they really existed. From the nature of the anastomosing I have no hesitation in saying that these are nerves. They have been drawn in for only a small portion of the mantle, in the figure, but were seen on the opposite side, in front, and in the rear.

The pleuro-osphradial connective. A rather remarkable nerve (*P. O. C*) is that which joins the left pleural ganglion with the osphradial nerve. I have been able to demonstrate this only on the left side of the body. This connective issues from the left pleural between the two pallial nerves, and pursues a course to the spindle muscle close beside the left anterior pallial. Soon it enters the muscular tissue and turns abruptly upward, piercing the thick muscles forming the floor of the anterior angle of the pericardium. Just below the surface, however, it is joined by the osphradial nerve, and at the junction the osphradial nerve turns forward as the ctenidial nerve (*Ct. N*). Usually, but not always, the left posterior parietal nerve leaves at this point also, and passes back to join, as already pointed out, the posterior pallial. Consequently on the left side the osphradial nerve is connected with the pallial nerves in two different

places, and by two nerves and also with the pleural ganglion direct, by a third, the pleuro-osphradial connective.

The osphradial, ctenidial, and parietal nerves. The logical method perhaps would be the description of the visceral commissure and its ganglia before mentioning the osphradial nerves, which arise from ganglia in this commissure — namely from the supra- and sub-intestinal. It seems desirable, however, to finish all those nerves which have any connection with the mantle, or other portions of the body wall, and defer the description of the visceral commissure and its ganglia until the visceral nerves are considered.

The right osphradial nerve arises from the subintestinal ganglion, and is considerably smaller than that of the left side. It passes outward and usually slightly forward (depending largely on whether the gonad is very large and encroaches on the head cavity). A tiny nerve accompanies it, in front, and apparently joins the complex of nerves under the osphradium. For a short distance the right osphradial nerve is free, but sooner or later enters the dorsal wall of the head cavity, and just before reaching the osphradium sends a prominent branch backward, the posterior right parietal (*R. Par*). This nerve lies in the muscular floor of the rectal portion of the right kidney, and as already described joins the posterior branch of the right anterior pallial, within the spindle muscle. Just after leaving the osphradial nerve it gives off one or two fine branches ventrally into the muscular wall of the body. I have been unable to trace either of these to the pleural ganglion, so that, on the right side, the pleuro-osphradial connective does not seem to exist.

Before entering the spindle muscle to join the pallial nerve, the right posterior parietal gives off a delicate branch (*Nph. N*) which lies in the wall of the nephridial blood sinus, and follows this sinus back, close beside the inner edge of the attachment surface of the spindle muscle, nearly to the hind end of the animal. Here it is seen to leave the sinus and pass into the vein-net of the right kidney, nearly to the median line. It may or may not join that (*Nph. N'*) of the left side. The nerve is so fine that it has been impossible to tell whether branches are given off, along its length, to the vein-net, or into the spindle muscle.

The main osphradial nerve of the right side then passes behind the osphradium and is here strongly ganglionic. On reaching the spindle muscle it turns abruptly forward (*R. Par'*), follows the edge around, being imbedded in the pallial hood, and joins the anterior-

most branch of the anterior pallial nerve, close to its point of departure from the spindle muscle. The nerves to the right osphradium are numerous and depart from the osphradial ganglion. They are best understood from the figure.

Just at the inner edge of the mantle where the forward branch of the osphradial nerve (*R. Par'*) joins the anterior pallial, in the forward angle between the two, there is present a very curious ring nerve (*Rg. N*), lying in the upper wall of the pallial hood. (The hood consists of a dorsal and a ventral wall joined by numerous trabeculae. Through the spaces thus formed, blood circulates and is aerated.) The shape of this remarkable nerve is best shown by the drawing. Small nerves from the right anterior parietal (*R. Par'*), which is merely a prolongation of the osphradial, supply the ring, which also gives off extremely fine nerves. A second nerve ring (*Rg. N'*) much smaller than the first was found near the median line, in a similar position with reference to the mantle and mantle hood. This median ring is connected with the lateral one by a very fine nerve. Slender nerves are given off from it to the mantle hood, and mesially from the central ring a few faint branches can be seen going toward the circumpallial (which they doubtless either directly or indirectly ultimately join). The lateral ring is larger in smaller specimens than in large ones, and the median ring (*Rg. N'*) could be found only in specimens about two-thirds adult size. Is it probable that we have here a sense organ characteristic of the younger stages of the adult animal?

By way of emphasizing the fact it may be repeated that the osphradial nerve of the right side is connected with the pallial nerves in two places and by two nerves — namely the anterior and posterior right parietals (*R. Par'* and *R. Par*).

The left osphradial nerve arises from the supra-intestinal ganglion of the visceral commissure (*Sup. I*) and follows a course on the left side similar to that of the right osphradial nerve on the right. It is much stouter than the right osphradial, and is at first free, but enters the dorsal head wall just before reaching the osphradium. Like the right, the left osphradial nerve does not go directly under the osphradium, but behind it, and gives off branches to the organ. These are necessarily small and the figure does not do justice to the finer branches, either in extent or numbers. Where these nervelets are given off there is a ganglion in the osphradial nerve, just as is the case on the right side. After leaving the osphradial ganglion the main nerve enters the thick muscles of the dorso-lateral portion of

the head cavity, thence passes upward to the floor of the anterior angle of the pericardial cavity. Here, just beneath the surface, a junction is formed with the pleuro-osphradial connective, and usually also, the posterior left parietal (*L. Par*) departs from this point. From this junction point the main nerve now turns abruptly forward, on the floor of the pericardium, and parallel to the inner edge of the spindle muscle (*Ct. N*). Sometimes, but not always, this portion of the nerve divides and then rejoins, to form an elliptical loop, as it were. Upon reaching the base of the efferent branchial vein the nerve turns sharply to the right, and at this point there is a ganglion (*Ct. G*). The ctenidial nerve (*Ct. N'*) enters the efferent sinus of the gill, and from the ganglion there are also given off two anterior left parietals (*L. Par'*). The exact details of the ganglion, and the arrangement of the two parietals which leave it are subject to considerable variation. The figures are fairly typical. On entering the efferent sinus the ctenidial nerve divides into two, one quite small (*Ct. N''*), the other more prominent (*Ct. N'*), which run parallel in the tissue of the outer wall of the vein. Fine nerves are given off at frequent intervals, dorsally and ventrally (*ctn*). The ventral ones are more easily seen, the dorsal ones being difficult to make out. The former pass along the bases of the gill leaves, and are soon lost. The main ctenidial nerve runs to the tip of the gill.

The two anterior parietal nerves (*L. Par'*) start out from the branchial ganglion and soon diverge. The inner one is very delicate and spreads out over the central portion of the hood. The other joins the anteriormost branch of the left anterior pallial, just as the corresponding nerve does on the right side.

Just posterior to the branchial ganglion there are usually two small nerves which pass outward into the spindle muscle.

The posterior parietal of the left side (*L. Par*) leaves the osphradial nerve at two different points, in different individuals. The most usual point of departure as already described is at the junction of the pleuro-osphradial connective with the osphradial. In others the osphradial ganglion is the point. In both cases, however, the nerve goes outward and backward in the floor of the pericardium, one branch joining the posterior pallial, the other (*Nph. N'*) following a course exactly like the same branch of the other side. As mentioned above, a direct inter-connection of these two nephridial nerves has not been made out.

This finishes the principal nerves to the body wall, mantle and foot.

Innervation of the viscera. The nerve supply of the viscera — pharynx, oesophagus, intestine, glands, circulatory system, nephridia and gonad — is derived from the following ganglia: the stomatogastric (buccal), the pleural and visceral (sub-anal, or abdominal). The nerves will be taken up in this order.

Stomatogastric system (buccal or sympathetic, Figs. 33, 35, 39, 42, 43). The two stomatogastric ganglia (*Stg. G*) and the commissure uniting them are situated on top of the buccal mass in the angle between the pharynx and radula tube, or at that point where the pharynx seems to leave the buccal mass. The ganglia are placed obliquely, each nearing the other posteriorly, where they are joined by a transverse commissure. From the forward end of each ganglion the stomatogastric commissure passes outward around the buccal mass, then downward imbedded in muscle, to join the labial ganglion of that side. On the way, a long nerve is given off into the muscles as already described. From the posterior end of each ganglion a nerve passes outward into the muscles of the buccal mass, and here branches. Another fine nerve starts from the same place and passes into a cord-like muscle on the top of the radula tube, which it follows backward.

From the posterior end of each ganglion (Fig. 43) a slender nerve passes forward on each side, into what might be termed the upper lip of the radula tube, which serves undoubtedly as a valve to close the mouth of the radula tube. These nerves diverge slightly and on reaching the front of the lip they branch. A cross nerve passing through the thick tissue of the flap, unites at this point the nerves of the two sides. One branch passes inward and backward along the side of the radula tube; another goes forward and outward around the buccal cartilages; two others pass forward and downward into the buccal mass, and a fifth inward to the front of the lip.

At about the middle of each stomatogastric ganglion, a small nerve (*ipn*) is given off to the ventral wall of the pharynx. At this point the sacculate pharynx narrows, and the ventral wall which is thin, turns downward over what has been called the upper lip of the radula tube. These smaller nerves (one on each side) pass at first forward, then upward and backward under the lesser or ventral folds of the pharynx. The nerves anastomose with each other and also give off very fine branches which cannot be followed. The two main nerves follow the course of the folds, spirally around the oesophagus, and enter the proventriculus, along with numerous others, and are

then lost in the maze of fine nerves, forming a network over the walls of this fore-chamber of the stomach.

It is from the anterior end of each ganglion that one of the principal visceral nerves originates. This passes directly upward and inward on either side of the dorsal wall of the buccal cavity. It immediately divides into two branches. One of these passes forward and enters the duct of the buccal gland, which it follows back, on each side as the stomatogastric nerve (*Stg. N*, *Stg. N'*), to be spoken of presently. The other branch passes into the dorsal fold of the pharynx, on each side, where it divides into a forward (*spn'*) and a posterior (*spn*) branch. The forward branches follow the two folds forward and downward, while the posterior branches, in a similar way, follow along the base of each fold to the proventriculus. In the pharynx, fine branches (*spn''*) are given off laterally along the septa constricting the crop into lateral pockets. These probably continue, in the oesophagus, but could not be determined.

The nerve which passes forward after the branching of the main stomatogastric nerve from the forward end of the ganglion, itself branches. One division follows each duct of the buccal gland, backward, while the other continues forward in the folds of the dorsal wall of the pharynx, nearly to the palps.

The posterior or stomatogastric nerves have a different distribution on either side of the body so that they will have to be considered separately. Each lies either free in the lumen of the salivary duct (*Bg. D*) or just to one side of the lumen. The right stomatogastric nerve (*Stg. N*) enters the posterior septum of the head cavity at about the level of the ventral wall of the pharyngeal pouch. A prominent branch is given off from the nerve to the anteriormost bend of the alimentary canal, where it divides, one division going to the liver, the other to the intestine (*a*). The nerve in the septum now branches several times. One division (*b*) passes through the visceral loop and runs backward toward the heart, in the wall of the aorta. The other main branch passes backward out of the septum through the visceral loop, under the aorta, pursuing a course to the left between the oesophagus and the intestine. A small branch (*b'*) is given off to the lateral wall of the aorta, and then the main nerve divides into two branches. One (*c*) passes ventrally to the dorsal wall of the visceral artery, along which it can be followed for some distance. The dorsal branch follows the ventral wall of the first anterior loop of the intestine, backward, dividing into two branches (*Stg. N*

and *d*). One of these branches (*d*) supplies the ventral wall, while the other (*Stg. N*) curves around to the dorsal wall, keeping quite distinct from branches of the left stomatogastric (*Stg. N'*).

The left stomatogastric nerve, like the right follows the salivary duct to the posterior septum of the head cavity, and here divides into at least two parts. The smaller (*e*) supplies the ventral wall of the oesophagus. The main branch passes backward, between the gonad and the oesophagus, to both of which fine branches are given off. It here lies in the thin buccal gland. A fine branch (*f*) is given off to the genital artery, and follows the vessel, along its ventral floor, into the pericardium. From this point the main nerve passes diagonally across the dorsal wall of the oesophagus, and reaches the left limb of the first anterior loop of the intestine (Fig. 39). Here it divides, on the lateral wall, into two branches, one going forward to supply the lateral and dorsal walls of this portion of the intestine, keeping distinct apparently from branches of the right stomatogastric. The other, or posterior, branch (*Stg. N'*) runs along the lateral wall, where it divides. One division (*g*) keeps on the lateral wall while the other passes to the dorsal.

Visceral nerves arising from the pleural ganglia (Figs. 39 and 41).

Each pleural ganglion is prolonged dorsally into a sort of horn from the summit of which the visceral commissure or loop arises. It is from this dorsal or visceral tract of each pleural ganglion that the visceral nerves arise.

From the right pleural ganglion fine nerves reach the pharynx, oesophagus, visceral artery and dorsal aorta. There are two nerves which ultimately reach the oesophagus. The largest (*y*, see also Fig. 3) leaves the ganglion near its upper end, and passes through the visceral loop, over the little knob-like distal end of the radula tube, pierces the septum of the buccal sinus, after following it for some distance to the side of the oesophagus. Then the nerve goes backward diagonally across the dorsal wall of the oesophagus, reaching the left side about where the left stomatogastric crosses obliquely to the intestine. Thence the nerve passes backward along the lateral wall of the oesophagus to the proventriculus, where it is lost. On the way it anastomoses with other nerves near the hind end of the oesophagus. Before this nerve reaches the oesophagus it gives off at least one branch (*y'*) which following the right side of the oesophagus innervates that portion of the intestine of a bluish tint in Fig. 1. This

part lies under the oesophagus, and the nerve can be seen to join the network of nerves which covers the intestine at this point.

The other nerve (*x*) to the oesophagus leaves the ganglion at its uppermost end, and passes directly to the oesophagus, which it follows along the right wall, to the proventriculus.

From the right pleural ganglion a small nerve (*z*) departs near the two others already referred to and passes through the visceral loop, whence its course is backward in the dorsal wall of the funnel-shaped mouth of the visceral artery. It then follows the visceral artery backward, lodged in the dorsal wall, and close beside branch *c* of the right stomatogastric. All these nerves on the visceral artery may finally reach the intestine, but are too small to follow unless lodged in some resistant tissue.

Two other nerves leave the right pleural ganglion. A dorsal one (Fig. 3 *v*) innervates the aorta and posterior portion of the pharyngeal pouch. The ventral nerve (*v'*) passes forward along the floor of the pharyngeal pouch which is here thin-walled.

There are three nerves from the left pleural ganglion which have been found to innervate the viscera, principally the oesophagus (Fig. 41 *l*, *m*, *n*). The innermost (*l*) is the largest. It goes directly upward to the oesophagus and divides into several branches, which pass backward along the ventral, dextral, and dorsal walls of the oesophagus, anastomosing freely. These nerves form part of the general supply for stomach and intestine. The next nerve (*m*) is smaller and usually divides only a few times. Its branches pass backward along the ventral wall of the oesophagus. The third nerve (*n*) has a similar course. A branch of the nerve *m* passes to the right and follows the visceral artery along with the other nerves already described (*m'*). Branches of the nerve *l* not alone supply the oesophagus, but also that portion of the intestine to which the nerve *y'* goes.

The visceral commissure and nerves from its ganglia (Figs. 35 and 39). The visceral commissure as will be seen from the figure is not extensive, and is situated to the right of the pharynx. The upper loop of the "Fig. 8" encircles the aorta. The three ganglia are rather small and are close together, there being little or no commissural connective between them. The left or supra-intestinal ganglion is situated on the left side of the aorta, and in life is covered by the acini of the pharyngeal or posterior salivary glands. As already described the left osphradial nerve arises from this ganglion. On the right side of the aorta, in that portion of the loop arising

from the left pleural ganglion is the subintestinal ganglion. This gives rise to the right osphradial nerves. Between the above two ganglia is the visceral ganglion (abdominal or subanal) which supplies several very important nerves to the alimentary canal, nephridia, and heart.

Three main nerves can be distinguished. These supply (first nerve) heart (presumably) and pericardium; (second nerve) the ureters, nephridia, rectum, afferent ctenidial vessel, and visceral mass; (third nerve) visceral mass. The nerves to the heart and pericardium (*Cd. N*, *Cd. N'*) lie along the dorsal wall of the aorta. The larger nerve arises from the visceral ganglion close to the main visceral nerve but the smaller one usually about midway between the left stomatogastric and the larger nerve. As the aorta is about to enter the pericardium the two nerves join. Then an immediate division takes place (*Pd. N'* and *Pd. N''*) passing into the dorsal wall of the pericardium, while *Cd. N''* continues along the aorta, but was not traced onto the ventricle. Another branch (*Pd. N*) passes backward and to the right, thence turns again to the left and lies along nearly the whole length of the ventral wall of pericardium, giving off a branch or two into the dorsal wall of the right kidney (cul-de-sac). This nerve is joined to a branch of the main visceral-nephridial nerve by a short cross nerve (*j*). It will be seen from the foregoing that no nerve was actually traced into the heart.

The visceral nerve (*Vn*) is the largest arising from the visceral ganglion. It passes backward and slightly to the right, over a loop of the intestine, and soon gives off two branches (*Vn'* and *Vn''*) to either side. The latter passes to the left where it is joined by the cross nerve *j* from the heart nerve (*Cd. N*), then turns backward under the rectum, and divides into three branches, two of which spread out in the membrane covering the visceral mass while the third reaches the cul-de-sac of the right kidney, on the left side of the body. The other (*Vn'*) of these two branches of the visceral nerve has a course backward over a portion of the intestine best shown in Fig. 39. A branch is given off to the liver, and the main nerve supplies not only the portion of the intestine alluded to, but likewise the anterior half of the stomach.

From the origin of these two divisions, the main visceral nerve (*Vn*) passes backward then turns upward and forward around the inner side of the body wall, bounding the pallial cavity at the rear (Fig. 40). In other words the nerve passes onto the floor of the

upper or rectal portion of the right nephridium, near the ureter. In this connection it should be remembered that the rectal portion of the kidney extends out into the pallial cavity, bounded on the forward side by the rectum. Just before passing under the rectum, on its course forward, the visceral nerve divides into two branches, one of which supplies the right ureter. The other division, somewhat smaller, keeps on forward under the rectum to the outer wall of the left kidney, where another division into two nerves takes place. The left one of these (*act.n*) leaves the wall of the kidney and enters the afferent vein of the ctenidium which it follows, imbedded in the muscles of the outer wall. This nerve is considerably smaller than the main ctenidial nerve (*Ct.N'*). Just before entering the sinus the nerve splits and then joins again, forming a sort of loop.

The right branch (*lu.n*) supplying the left kidney and its ureters follows close under the left reno-pericardial canal, nearly to the ureter, where it divides into two, one passing to either side of the ureter. The lower of these branches then passes upward into the vein-net over the kidney, and thence backward where it was soon lost.

The prominent branch (*ru.n*) which innervates the right ureter lies just under a thin layer of muscle in the floor of the rectal portion of the kidney, and pursues a course almost direct to the ureter. The branchings can be better understood from figure than by description. Two divisions at the end of this nerve surround the opening of the ureter and form a plexus. A prominent anterior division (*ru.n'*) passes upward, and enters the vein-net of the kidney.

The third nerve from the visceral ganglion (*Int.N*) is smaller in caliber than either of the others. Occasionally it arises by two roots, one of which anastomoses with nerve *Vn*. It then passes backward and to the right over the anterior-most loop of the intestine, branching a number of times. The distribution of these divisions can best be seen in Fig. 39. The nerve supplies, then, the right anterior portion of the visceral mass.

Resumé of nerve supply of alimentary canal. It has become evident from the foregoing account that the alimentary canal is very plentifully supplied with nerves, arising from three centers: the stomatogastric, visceral, and pleural ganglia. All the nerves of the alimentary canal, particularly those of the stomach, anastomose in a very intricate way, which can be better judged from the figure than from the description. In working out these nerves it must again be stated that only fresh specimens, carefully macerated, are of any

service. Usually only one specimen in ten shows the network on the stomach satisfactorily.

The nerve supply to the oesopagus and stomach is derived from all three centers mentioned. From the stomatogastric ganglia there are two nerves (*ipn*) following the base of the lesser folds of the oesophagus, and two others (*spn*) pursuing a similar course under the dorsal or greater folds. These nerves reach the proventriculus. The left stomatogastric (*Stg.N'*) nerve supplies the left side of the oesophagus, but I was unable to find any branches reaching the stomach. From the left pleural ganglion there are three nerves (*l*, *m*, *n*), which branch profusely, spreading over the ventral, lateral, and dorsal walls. From the right pleural ganglion there are two nerves (*x*, *y*) to the oesophagus. All these reach the proventriculus, where the mesh work of nerves first clearly becomes evident (because the lining is smooth), and thence they continue out onto the stomach. The forward curve of the stomach receives nerves (*Vn'*, *Int.N*) from the visceral ganglion, but no nerves from the visceral ganglion appear to reach the oesophagus.

The intestine just beyond the stomach is supplied from continuations of the stomach nerves, besides the following, the nerve *y'*, a branch of *y*, from the right pleural ganglion, and branches of the nerve *l* from the left pleural ganglion. The loops on the anterior and right side of the body are supplied principally by the nerves *Vn'* and *Int.N* from the visceral ganglion, and by nerve *a*, a branch of the right stomatogastric (*Stg.N*). That portion of the intestine on the left side of the body, lying under the stomach and over the oesophagus (Fig. 39), is plentifully supplied by the left stomatogastric (*Stg.N'*, *g*, *h*), by the right stomatogastric and its branches (*Stg.N*, *d*), and by the nerve *y* which lies along the ventral wall, when the intestine is in the natural position. It is wholly probable that the nerves *m'*, *c* and *z*, lying in the wall of the visceral artery, all contribute to the supply of the lower layers of the intestine. Nerves supplying the rectum arise from the main visceral nerve (*Vn*). There is no portion of the alimentary canal on which at least a few nerves cannot be made out, either running parallel, as on the rectum, or forming a net, as on the stomach and on the greater part of the intestine.

Special sense organs. The organs of special sense are the osphradia (Spengel's organs), the otocysts, and eyes. The innervation and position of these structures have already been described.

The left osphradium is somewhat larger than the right, and both appear as mere yellowish, elongate lumps on the "neck". In cross section these are seen to be produced forward, and the substance of the organ is made up of a curious spongy connective tissue sharply defined from the muscle layer of the body wall, beneath. In this meshy tissue are seen blood cells, ganglion cells and nerves. The epithelium is low, almost cubical and seems to differ little from that covering the surrounding head wall, except in the clearer more brightly staining nuclei.

The eye is a pear-shaped pit near the base of the tentacle (Fig. 29) and opens to the exterior by a very narrow pore. Undifferentiated epithelium lines the portion nearest the opening, and extends farther down on one side of the cavity than on the other. The "retinal" epithelium is high and very heavily pigmented. The lumen of the eye-pit is filled with congealed humor, which tends to form a definite columnar layer next to the pigmented epithelium.

I have not followed out the finer structure of the otocysts. In sections one can readily see the minute granules which are found inside. As shown by Fig. 28 each is shaped like a little apple seed, and is imbedded in connective tissue, beneath the pleural ganglion. Three connective tissue stays or ligaments hold the structure firmly in place. One (*Lig.* Fig. 28) connects the two otocysts, while two others bind each to the pleural and to the pedal ganglion of that side.

Summary.

A summary of the more important points in the anatomy of *Lottia* are here given, following the order of the preceding text.

1) The *Acmaeidæ* possess a larval nautiloid shell.

2) The lips are armed with tiny teeth.

3) Within the oral cavity there are two well-developed palps, which receive an abundant supply of nerves from the labial ganglia, and function probably as taste organs.

4) A sublingual or subradular organ innervated from the subradular ganglia is present, situated under the tip of radula.

5) There are two pairs of buccal glands, the anterior opening by long glandular ducts into the oral cavity, the posterior by the separate acini into the swollen pharyngeal sac.

6) The pharynx is thin-walled and dilated, and divided into lateral pockets by frequent constrictions. Into these the posterior salivary glands empty.

7) There is a small forechamber or proventriculus to the stomach.

8) The liver empties by a single large hepatic duct into the proximal end of the stomach.

9) The nephridia are very unequal in size, the left being a tiny sac on the left side of the rectum. The right is large, surrounds the visceral mass, and ends in a cul-de-sac behind the pericardium.

10) Both nephridia are in communication with the pericardium by long canals, which are really diverticula of the pericardium. Only that small portion within the papillae, at the nephridial ends of the ducts, is ciliated.

11) The gonad is large and occupies the ventral portion of the cavity containing the viscera. It lies within the coelom or secondary body cavity and is in communication with the anterior part of the right nephridium by a slender duct.

12) The heart consists of an auricle and ventricle, with a two-lipped valve between them.

13) The circulation is for the most part closed. Sinuses, however, collect the blood in the foot, and there are also open lacunae of minute size in the liver. The arterial system is extensive. The mantle circulation is very well developed, and receives blood from the kidneys, foot and gonad. Over the nephridia there is present a highly developed vein-net. The mantle discharges its blood directly into the auricle.

14) There is a simple ctenidium, on the left side, which receives blood from the right kidney.

15) The mantle is an important auxiliary respiratory organ. It is provided with a cordon of lappets (interrupted in front) which first appear when the animal is about 20 mm in length. The mantle edge contains three sets of glands.

16) In connection with the radula, there has been developed a complicated system of buccal and radular muscles.

17) The cerebral ganglia supply nerves chiefly to the tentacles, eyes, otocysts and lips.

18) Two well developed labial ganglia are present, and supply the palps with nerves, besides giving rise to the stomatogastric and subradular commissures.

19) There are two small subradular ganglia, situated behind the labial ganglia on the subradular pocket of the oral cavity. These ganglia send nerves primarily to the subradular organ. They are united

by slender commissures with the labial ganglia and have no connection whatever with the pedal.

20) There are two long thick pedal cords, continuations of the pedal ganglia. These are united by three direct commissures, and supply the foot and spindle muscles.

21) The innervation of the mantle is complex and wholly typical of the *Acmaeidae*. From each pleural ganglion, there are two principal pallial nerves, which reach a circumpallial nerve completely encircling the animal near the mantle edge. This nerve is ganglionic to a slight degree, and supplies the finer nerves to the mantle.

22) On the left side there is a pleuro-osphradial connective, joining the left pleural ganglion directly with the osphradial nerve.

23) The osphradial nerves arise from the intestinal (or parietal) ganglia of the visceral loop. In the course of each of these nerves there is a ganglion which sends nerves to the osphradium of that side.

24) A continuation of the left osphradial nerve becomes the ctenidial nerve, at the beginning of which there is a small ganglion.

25) Each osphradial nerve by two terminal branches, the parietal nerves, is joined to the pallial nerves, posteriorly in the spindle muscle and anteriorly in the mantle.

26) The nephridial nerves are branches of the posterior parietals, one on each side, and follow the kidney blood collector to the hind end of the animal.

27) In the mantle hood on the right side there is a curious nerve in the form of a small ring, and another in the median line. These are connected with the anterior parietal of the right side. Their significance is not known.

28) The nerve supply of the viscera is derived from the stomatogastric ganglia, the visceral ganglion, and the pleural ganglia. The stomatogastric may be considered the most important center for the alimentary canal.

Palo Alto, California, May 1, 1903.

Explanation of the Plates.

Plates 1—4.

The following abbreviations have been used:

A auricle
a branch of right stomatogastric nerve
an anal opening
act.n nerve to afferent sinus of ctenidium
Ant.Ao anterior aorta
Ant.P.A anterior pedal arteries
A.P.N, *A.P.N'* right and left anterior pallial nerves
A.Sp arterial spaces of mantle
At area of teeth on lips
b, *b'* branches of right stomatogastric to aorta
B.C buccal cartilages
Bg buccal, or anterior, salivary gland
Bg.D duct of buccal gland
Bg.D' aperture of duct of buccal gland
Bl.C blood corpuscles
Bl.S blood sinus
Bm buccal mass
bn, *bn'*, *bn''*, *bn'''* nerves to buccal mass from subradular connective
B.S buccal sinus
C.c cerebral commissure
c branch of right stomatogastric nerve to visceral artery
Cd.N, *Cd.N'*, *Cd.N''* nerves to heart
Ceph.A cephalic artery
C.G cerebral ganglion
Coe coelom, secondary body cavity
C.Ped.C cerebro-pedal commissure
C.Pl.C cerebro-pleural commissure
C.P.N circumpallial nerve
C.P.S circumpallial sinus or vein
Ct.G ctenidial ganglion
Ct.N, *Ct.N'*, *Ct.N''* ctenidial nerves
ctn branches of ctenidial nerves
Ct.V efferent ctenidial vein
d branch of right stomatogastric nerve
Df dorsal or greater folds of oesophagus and pharynx
Dors.Br dorsal branch of visceral artery
E eye
e branch of left stomatogastric to oesophagus
f branch of left stomatogastric in genital artery
g branch of left stomatogastric to intestine
Gen.A genital artery
Gn gonad
Gn.D gonoduct (Fig. 23)
h branch of left stomatogastric nerve
hw nerves from cerebral ganglia to head wall
il, *il'* nerves to lips
Int.N nerve from visceral ganglion
ipn inferior pharyngeal nerves

J jaw
j nerve connecting heart nerve with visceral
K.M vein-net over kidney
K.S kidney vein, or collector from vein-net (*K.M*)
L lips
l nerve to oesophagus from left pleural ganglion
Lat.P lateral pouches of oral cavity
Lc, *Lc'* labial commissures
Lig ligament connecting two otocysts
L.K left kidney
L.G labial ganglion
L.Osph.N left osphradial nerve
L.Par, *L.Par'* posterior and anterior left parietal nerves
L.U left ureter
lu.n nerve to left ureter
Lv liver
Lv.D liver duct
M muscular tissue
m, *m'* nerves to oesophagus from left pleural ganglion
Ma mantle
M.C mucous cells
Med.S median blood sinus of foot
M.N, *M.N'*, *M.N''* mantle nerves
Mth mouth
M.V mantle veins
n visceral nerve from left pleural ganglion
Neu.A neural artery
Nph.N, *Nph.N'* nephridial nerves
Oc oral cavity
Oe oesophagus
op optic nerve
Osph.G osphradial ganglion
ot otocyst
ot' otocyst nerve
Ov ovary
p nerves from cerebro-pedal connective
Pc, *Pc'*, *Pc''* pedal commissures
Pd.N, *Pd.N'*, *Pd.N''* nerves to pericardium
Ped.A pedal artery
Ped.G pedal ganglion
Ped.G' pedal cords
Ped.N, *Ped.N'* pedal nerves
Per pericardium
Per' pericardial wall
Ph pharynx
Ph.G posterior or pharyngeal glands
Pl.G pleural ganglia
Pp palps
P.P.N, *P.P.N'* right and left posterior pallial nerves
P.P.N'' nerve joining the above
Ppn, *Ppn'* palp nerves
Pro proventriculus
P.S pedal sinuses
R radula
Ren.P.C, *Ren.P.C'* right and left reno-pericardial canals
Rg.N, *Rg.N'* ring nerves in mantle
R.K right kidney
R.Osph.N right osphradial nerve
R.Par, *R.Par'* posterior and anterior right parietal nerves
Rt radula tube
Rt' point where radula tube quits aorta
Rt'' distal knob of radula tube
R.U right ureter
ru.n, *ru.n'* nerves to right ureter
S stomach
Sac lateral sacculation of pharynx
Sg sensory groove of lips
Sh.M shell muscle
Sh.M.N nerves to shell muscle
spn, *spn'*, *spn''* superior pharyngeal nerves
Stg.C stomatogastric commissure
Stg.G stomatogastric ganglion
Stg.N, *Stg.N'* right and left stomatogastric nerves
Sub.I subintestinal ganglion
Sub.L sublingual or subradular organ
Sub.L.A sublingual artery
Sub.L.F sublingual furrow
Sub.R.C subradular commissure
Sub.R.G subradular ganglion
Sub.R.N subradular nerves

Sup. I supra-intestinal ganglion
t tentacle
tn, *tn'* tentacle nerves
ul, *ul'* nerves to lips
V ventricle
Val auriculo-ventricular valve
V. Br ventral branch of visceral artery
Vf ventral or lesser fold of pharynx and oesophagus
Vg visceral ganglion
Vn, *Vn'*, *Vn''* visceral nerves
Vis. A visceral artery
X vein from buccal sinus to mantle
x, *y*, *z* nerves from right pleural ganglion to intestine and visceral artery
1 to *25* muscles of buccal mass, described in text.

All figures are of *Lottia gigantea.*

Plate 1.

Fig. 1. General view of the alimentary canal and gonad. The dorsal wall of the body, pericardium, heart, and all the liver etc., have been removed. The buccal sinus is opened to show pharynx and pharyngeal glands. 2 : 1.

Fig. 2. Oral cavity, pharynx and portion of oesophagus seen from above. The dorsal wall has been slit open longitudinally just to the right of the median line, so that the greater part of the dorsal wall is turned to the left. 6 : 1.

Fig. 3. Dissection of head, viewed from the right side, to show relation of buccal mass, pharynx, arteries and nerves to each other. The space between the buccal mass and pharynx is greater than is usual in life. Cerebro-pleural and -pedal connectives are shown in side chamber. 8 : 1.

Fig. 4. Side view of buccal mass and oral cavity to show relations of radula, subradular ganglia, and also certain muscles which operate the radula. 4 : 1.

Fig. 5. Ventral view of buccal mass to demonstrate muscles described in text. 4 : 1.

Fig. 6. Oesophagus isolated to show spiral course of the folds on its inner wall, and the two pairs of salivary glands. 2 : 1.

Fig. 7. Section showing three zones on lips, especially the area of small teeth (*At*). 100 : 1 (from small specimen).

Fig. 8. A bunch of acini or glandules of the pharyngeal or posterior salivary gland, much enlarged.

Fig. 9. Side view of buccal mass to show arrangement of muscles described in text. 4 : 1.

Fig. 10. The buccal mass seen from above, the pharynx having been removed, and the right half of jaw (*J*) also. Drawn to show the muscles. 4 : 1.

Fig. 11. Drawn to show the radula (*R*), palps and sublingual or subradular organ (seen between them) in position when animal is feeding. 3—4 : 1.

Fig. 12. Cross section of duct of buccal or anterior salivary gland, much enlarged.

Fig. 13. Buccal cartilages, showing muscles which fasten lateral cartilages (*lat. c*) to the pair of fused median ones (*med. c*). 4 : 1.

Fig. 14. Radula teeth, much enlarged.

Fig. 15. Section of epithelium from subradular organ, showing teeth, pointing forward; much enlarged.

Fig. 16. Dorsal view of buccal mass to show retractors of radula (see text). 4 : 1.

Fig. 17. Stomach: most of the dorsal wall has been taken off to show raised stripe of epithelium, and opening of the liver duct. $1^1/_2$: 1.

Fig. 18. Lips, seen from below. Enlarged three times (3 : 1).

Plate 2.

Fig. 19. Drawn to show circulation in mantle, and venous circulation of foot, seen from below. The head has been removed to show the mantle hood. The circumpallial vessel is red, while the veins emerging from the foot and spreading out on the mantle are in blue. Enlarged slightly over. 2 : 1.

Fig. 20. Dorsal view of animal with shell, and portion of mantle hood (*Ma'*) removed. The right nephridium is in blue, and the small left one in red. That portion of the right nephridium in blue also includes the area of the vein-net of blood vessels. The arm of the gonad, which leads to the gonoduct is shown behind the pericardium. Natural size, large individual.

Fig. 21. Dorsal view, with sections of the stomach and intestine removed to show the arterial circulation in visceral mass. (The branches of the genital artery lie beneath these and are not shown.) The whole anterior loop of the stomach, the rectum, and a bend of the alimentary canal just beyond stomach have been taken out. The dorsal branch (*Dors. Br*) of the visceral artery is not shown. A section of the kidney vein-net, and kidney collector (blue) are drawn in on the left. 2 : 1.

Fig. 22. Dorsal view to show venous circulation in vein-net of kidney. The outline of the right nephridium is shown. Centrally the blood channels over liver are drawn, and a portion of the mantle hood is removed to show the ctenidium and its two vessels. The dorsal wall of pericardium is removed to show heart. $1^3/_4$: 1.

Fig. 23. The gonad. All the alimentary canal, liver and head have been removed. The gonoduct is shown emptying into the forward (sub-anal) portion of the right nephridium. The edge of the muscle separating the sub-anal from the rectal portion of the right nephridium is dotted. Natural size.

Fig. 24. The pericardium and heart. All the dorsal wall of the pericardium has been removed, and most of that of the ventricle. The

aorta is shown in red. The muscular portion of the ventricle is shown differentiated from the thin-walled portion next to the aorta. A small section has been cut out of the dorsal wall of the auricle to show the interior and the connection with mantle spaces and efferent ctenidial vessel. 5 : 1.

Fig. 25. A section through a dorsal fold of the oral cavity, showing large mucous cells. Much enlarged.

Fig. 26. A portion of the pericardium, and right and left nephridia to demonstrate the two reno-pericardial canals. Both right and left nephridia have been opened; the left drawn semi-diagrammatic. A portion of the wall of the forward part of the right nephridium is turned back to give an idea of the actual appearance of the fenestrated dorsal wall. The reno-pericardial canals are shown in red. Much enlarged.

Fig. 27. Arterial circulation of foot, seen from above; semi-diagrammatic. The pedal arteries are drawn in red, the anterior pedal arteries in black, and the neural arteries in gray. Posterior portion of buccal sinus in shown in black dashes and the anterior part of the pedal nerve cords is drawn in to give a further idea of relations. $1^1/_2$: 1.

Plate 3.

Fig. 28. Left pleural ganglion, much enlarged to show the otocyst. *Lig* ligament uniting the two otocysts; *Lig'* that binding otocyst to pedal ganglion; *Lig''* that binding the otocyst to the pleural ganglion.

Fig. 29. Section through eye, much enlarged, to show the heavily pigmented "retina".

Fig. 30. A general view of the nerves to foot and mantle, with special reference to the pallial nerves, which supply the circumpallial. 5 : 1.

Fig. 31. Detail of nerves leaving left osphradial ganglion to innervate the left osphradium, seen from above. Much enlarged.

Fig. 32. Detail of a portion of mantle to show nerves (*M. N'*) lying in dorsal wall.

Plate 4.

Fig. 33. General view of cerebral, pleural, pedal, labial, subradular and stomatogastric ganglia with connectives, to show relations one with another. All the nerves given off by the cerebral ganglia are shown in this figure. 5 : 1.

Fig. 34. Front view of head and lips, showing nerves and their branches given off to lips from cerebral ganglia. Enlarged like last.

Fig. 35. A general view of the visceral loop, with supra- and subintestinal ganglia, visceral ganglion, and their nerves, together with the pharynx and a portion of the stomatogastric system. The dorsal body wall and pericardium have been removed. 4 : 1.

Fig. 36. Showing the principal pedal nerves to the foot, drawn only on one side, in front and rear. $1^1/_2 : 1$.

Fig. 37. Dissection to show labial ganglia, and subradular ganglia, with their principal nerves, viewed from below. The buccal mass and a portion of the lips, and palp are shown. The large protractors of the buccal mass have been removed. 6 : 1.

Fig. 38. A detail to show nerves to subradular organ from subradular ganglia. The subradular organ and dorsal wall of subradular pouch are drawn in. Viewed from below. 7 : 1.

Fig. 39. A general view of the nerves supplying the alimentary canal. The forward bend of the stomach has been removed, also the rectum, and a section beyond the stomach. The remaining portions have been slightly moved to give a better idea of the course of each nerve. Fig. 1 will give the exact position of the loops of the canal. 3 : 1.

Fig. 40. Detail of nerves to ctenidium, and those to the ureters. The nerves to right ureter lie in the floor of the rectal portion of the right nephridium, shown in Fig. 26. Much enlarged.

Fig. 41. Oesophagus seen from right side, to show the nerves, arising from left pleural ganglion, which supply oesophagus and a portion of intestine.

Fig. 42. A detail of ventral wall of pharynx to show the inferior pharyngeal nerves, from stomatogastric ganglia. Much enlarged.

Fig. 43. Detail of nerves to the upper lip of radula tube. This lip acts as a valve closing the mouth of the radula tube. Much enlarged.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

The Anatomy of a Pteropod, Corolla (Cymbuliopsis) spectabilis Dall.

By

Harold Heath and **M. H. Spaulding** [1]).

Leland Stanford Jr. University, California.

With plate 5.

In 1872 [2]) DALL described as *Corolla spectabilis* a species of pteropod found off the coast of southern California. All the specimens secured were destitute of a shell and this characteristic was at first considered normal though the presence in the tow net where this species was secured of "oval, thin, crystalline, gelatinous slipper-shaped shells" led DALL to later express the belief that "*Corolla* possessed some sort of a shell like *Cymbulia*". Subsequently PELSENEER in his work on the thecosomatous pteropods collected by H. M. S. Challenger described another specimen taken between Japan and the Sandwich Islands. To this individual were attached several bits of a gelatinous shell that was believed to "correspond to the general form of the shell of *Gleba*" and to belong to this genus. It was accordingly named *Gleba spectabilis* and *Corolla* became a synonym.

In 1900 the present authors obtained large numbers of a pteropod in Monterey Bay, California, which showed close affinities with PELSENEER's genus *Cymbuliopsis*. As only two species belong to this genus and they are considerably different from the specimens in hand the latter were named *C. vitrea*. After the manuscript had left our hands Professor PILSBRY kindly called our attention to another paper by DALL [3]) in which it was shown that *Corolla* has a shell not like

1) To the junior author belongs the credit for all work on the reproductive system while the senior author is responsible for the remainder of the paper.

2) in: Amer. Journ. Conch., V. 7, p. 137.

3) On the genus Corolla DALL in: Nautilus, V. 3, 1889.

Gleba but *Cymbuliopsis* and since *Corolla* is the older name the latter becomes a synonym.

In looking over the original description and at a drawing kindly sent by Mr. DALL it became at once evident that our species was almost identical with *Corolla spectabilis*. There were some differences in color but otherwise the resemblance was so close as to leave little doubt that our name should be considered a synonym of *Corolla spectabilis* DALL. This fact in nowise effects our work on the anatomy of the species which is herewith described.

The general form of the individuals of this species is shown in Figs. 1 and 2 while Fig. 7 shows accurately the position of the more important organs. The symmetrical proboscis, corresponding to the head region of other gastropod molluscs, is comparatively thin and broad, and is free from the fin for nearly half of its length. Its free margins are developed into a groove composed of high columnar cells richly ciliated and innervated by a profuse nerve supply from the cerebral ganglia. It thus appears to function as an organ of special sense and as a contrivance for collecting and driving the food particles into the mouth situated on the anterior border of the proboscis in the median plane. In every one of forty six specimens carefully examined there were two tentacles symmetrically disposed on each side of the mid line. In preserved individuals they are usually little more than knob-like protuberances but in two or three specimens they were upwards of a millimetre in length. Judging from their abundant nerve supply they are scarcely to be considered rudimentary organs and special retractor muscles are probably responsible for their contracted condition in a preserved state.

The mouth, funnel-shaped in form, and possessing two ciliated grooves along its lateral borders, passes into the oesophagus which is invariably symmetrical in form and position. The last named structure, somewhat conical in shape as the figures indicate, extends directly from the mouth to the visceral mass or nucleus. This part of the body, also symmetrically disposed in the mantle cavity somewhat behind the centre of the casque, consists of the stomach, intestine, liver and the reproductive organs and on its dorsal surface affords attachment for the heart and kidney.

The foot or fin, modified into a swimming organ, differs widely in form from the usual type of gastropod foot. It is operated by two systems of muscle bands, one set close to the ventral and the other to the dorsal surface of the fin. Each system consists of three

sets of muscle fibres whose general appearance and position are represented in Figs. 1 and 2.

As is shown in Fig. 7 the mantle of this species arises from the dorsal side of the visceral mass at its junction with the fin. Curving ventrally it encircles the visceral nucleus and terminates in a free edge about the middle of the foot. Within its tissue the transparent casque is developed. Immediately in front of the visceral mass the mantle cavity narrows to a small circular opening symmetrically placed in the mid line. Between the free edge of the shell and the opening into the mantle cavity proper the epithelium is modified to form the pallial gland whose histological characters are almost identical with those of *C. calceola* as described by PECK [1]).

Another feature present in other members of the genus is a dark brown pigmented cap developed in the superficial tissue of the visceral mass at its posterior extremity. In some specimens this is uniformly rounded and is closely applied to the visceral mass. In numbers of other examples it becomes, as PELSENEER states, sucker-shaped in form and in our specimens the substance composing it appears in such cases to be larger in amount. No relation has been traced between its size and the maturity of the sex products.

The Digestive System.

The general position of the organs of the digestive tract has already been described. Its first division, the funnel-shaped mouth, is provided with delicate sensitive lips whose cilia serve to collect the food products consisting chiefly of diatoms, quantities of organic debris and an occasional copepod. Such a diet demands no buccal armature and none is present. Salivary glands are also wanting. Continuing backward the buccal cavity passes into that of the oesophagus whose epithelial lining is thrown into numerous secreting folds. Separating these cells from the thin external sheath of circular and longitudinal muscles is a scant layer of connective tissue cells imbedded in a gelatinous matrix.

In the stomach the lining epithelium is modified into five patches each of which secretes a tooth. Of the latter four are relatively very large (Fig. 12) while the fifth, as in others members of the genus is minute and is located in the forward end of the dorsal side of the

1) On the anatomy and histology of Cymbuliopsis calceola, in: Stud. biol. Lab. Johns Hopkins Univ., V. 4.

stomach. Numerous muscles, situated chiefly on the outer surface of the stomach, send slips through the abundant connective tissue beneath each tooth and attaching to its base produce the movements necessary for the trituration of the food. As PECK has shown for *Corolla* (*Cymbuliopsis*) *calceola* each tooth is roughly pyramidal in shape, hyalin in appearance and in general structure much like the substance composing the casque.

The slender intestine, of about even calibre throughout, leaves the posterior surface of the stomach and turning abruptly to the right encircles the visceral mass to open into the mantle cavity somewhat to the left of the median line.

The most conspicuous part of the alimentary canal is the liver whose bulk equals that of all the other organs of the visceral mass. Its duct, very short, wide and symmetrically placed, leads from the junction of the stomach and intestine into the digestive gland and expands into an extensive system of spaces, lined with columnar epithelium, that lead to all parts of the organ (Fig. 12). As has been shown for other species of pteropods food passing from the intestine enters these spaces and is acted upon by the digestive fluids. PECK, speaking of *C. calceola*, says, "there are also tracts of ciliated liver cells, situated at various points along the central spaces; they line the passage from the intestine out into the liver and serve doubtless for transporting food particles etc., whenever they occur". There is no reason for doubting the correctness of PECK's observations which are invariably very accurate but in *Corolla spectabilis* this condition of affairs has not been found to exist. The matter is often complicated by the abundance of coagulated nutritive material and the digestive secretion but where the walls are bare cilia are absent. This may be the result of the reagents but in other parts of the body cilia are excellently preserved.

As PECK has shown the liver ducts lead into an extensive series of small crypts, lined with secreting epithelium, that gives this gland its characteristic spongy character. In these cells are spherical bodies, often very minute, at other times swelling the secreting cell to an almost globular form while in yet other cases the escaped droplets are accumulated in the liver ducts. In this latter situation these glandular products rapidly dissolve and probably act upon the neighboring food products.

A branch of the visceral aorta sends an abundant blood supply into the spacious sinuses with which the liver is supplied.

Circulatory and Excretory Systems.

As was mentioned earlier in the account the heart and kidney are situated on the dorsal side of the visceral mass. Their more exact relations are indicated in Fig. 11. From this drawing it will be seen that the pericardium, roughly conical in shape, is relatively spacious and contains not only the heart but a considerable portion of the aortae. In living specimens the ventricle is doubtless relatively more spacious and it is possible that the canal entering the heart may also, when turgid, assume relatively large proportions.

The blood entering the heart appears to come chiefly and perhaps entirely from the kidney. In preserved material the vessels as they leave the kidney tissue are extremely delicate and the canal into which they unite is also relatively small and almost invisible. This vessel passes directly to the ventricle and may be considered to represent the auricle but there is little save position that differentiates it as such. The opening into the ventricle is an elongated slit and though possibly guarded by valves none have been detected.

The vessel leaving the ventricle divides immediately into two branches. The posterior one passes at once into the tissue of the liver where it breaks up into an extensive system of sinuses that doubtless extend to other parts of the visceral mass. The anterior vessel courses forward, and bending over to the right, extends around the visceral mass to the mid ventral line. Here in the region of the central nervous system it breaks up into two branches each one of which extends outward into the tissue of the fin. As the figures show these main arteries branch repeatedly as they proceed but a considerable distance from the margin of the foot they lose their walls and pass into a system of exceedingly delicate sinuses whose exact course has never been followed owing to the yielding nature of the surrounding tissue that prevents the use of any injection mass.

The kidney, as the figure shows, is a sac, semi-lunar in shape, that is closely applied to the posterior wall of the pericardium. The right side is usually more spacious than the left and appears to be more largely composed of connective tissue and muscle fibres; while the walls of the left half are thicker, more glandular and are more bounteously supplied with blood sinuses that originate from the main kidney sinus situated at the junction of the nephridium and visceral mass (Fig. 12 *s*). The cavity of the kidney into which the products are poured varies greatly in size in different individuals, in some

cases almost completely filling the cavity of the casque. Whether this chamber communicates with the pericardial cavity is uncertain; on the other hand the outer opening, situated ventrally on the right side is surrounded by a sphincter muscle that renders it a conspicuous feature.

The Nervous System and Sense Organs.

The central nervous system of *Corolla* conforms to the highly centralized type characteristic of gymnosomatous pteropods in general. Cerebral, pleural, pedal and visceral ganglia, situated about the middle of the oesophagus (Figs. 3—5, 7), are so closely appressed that the commissures connecting them are usually invisible except in sections. The cerebral ganglia (*c*), located on each side of the oesophagus, are connected dorsally by a heavy commissure, practically devoid of ganglion cells and entirely free from branches. From their anterior borders two large nerves arise and pass into the tissue of the proboscis. The inner larger cord (Figs. 3, 4 c^2) supplies the lips and oesophagus anterior to the brain. In favorable surface views its finer branches appear to form a delicate plexus ensheathing the oesophagus and connecting with ganglion cells that are irregularly disposed in the superficial portions of the gullet. This plexus will be more fully described in connection with the buccal nerves. The outer more slender cerebral nerve (c^1) divides very soon after leaving the brain. The inner limb passes directly to the lips where it breaks up into numerous branches. The outer nerve, after giving rise to a delicate twig passing up to the tentacle, courses forward and innervates a part of the proboscis proper and a portion of the lips.

From the inner surface of the cerebral ganglia the buccal commissure arises and extending inward becomes attached to the closely fused buccal ganglia (Figs. 4, 5). From the anterior surface of each buccal ganglion a nerve (*b*) is developed and after extending outward to the lateral borders of the oesophagus courses along the latter supplying it with delicate branches at least as far forward as the level of the tentacles. Posteriorly from each buccal ganglion a nerve (b^1) extends and rapidly divides into numerous branches extending over the oesophagus back of the central nervous system and a few fibres may be traced to the stomach. In specimens that have been partially cleared in glycerine it is possible by means of fairly high magnification in strong sunlight to see that the branches of both the anterior and posterior buccal nerves from extensive anastomoses completely en-

sheathing the oesophagus. It is impossible to state positively the extent of this system but several times it has been found to extend as far forward as the level of the tentacles and posteriorly as far as the anterior fifth of the stomach. Whether it extends over the wall of the mouth cavity and over the stomach and possibly the intestine is not at present known. Some of the finer nerves of this anastomosing system connect here and there with ganglion cells. In sections also these are readily seen owing to their relatively large size, darkly staining chromatin and to the fact that they are slightly elevated above the general surface of the oesophageal wall. While they appear in surface view to be bipolar, sections often appear to show one, rarely two, additional fibres passing inward. It is possible that the cerebral nerves (c^1, c^2) supplying the anterior portions of the digestive tract take no part in the formation of this plexus but especially favorable preparations appear to show some of their finer branches uniting with it.

The pedal ganglia (Figs. 4, 5 *p*), located in front of and below the cerebral ganglia are united by two commissures of which the more anterior (*d*) is relatively long and delicate. Each ganglion gives rise to three main nerves. The first (Figs. 3—5 p^3) arises anteriorly and extending outward and forward becomes distributed to the margin of the proboscis. Anastomoses between the distal branches are not infrequent and a few preparations give indications of an extensive network. A short distance beyond the point of origin of this nerve a delicate fibre arises and bending backward unites with the larger of the lateral pedal nerves. From it a branch extends forward whose fibres appear to be distributed entirely to the walls of the oesophagus. This connecting nerve with its branch is a perfectly constant feature and is invariably present on both sides. The smaller of the lateral pedal nerves (p^2) passes outward and forward into the tissue of the fin where it breaks up into an extensive system of branches increasing in number as the margin is approached. At this point they enter innumerable pigmented groups of cells and are undoubtedly sensory. On the other hand since the lateral pedal nerves are the only ones supplying the foot it is evident some of their fibres are motor in function. In many cases where the branches of these nerves cross some of the muscle bands of the fin their surface presents a roughened appearance that under high magnification appears to be due to delicate nerve fibres entering the muscle. In the same

fashion the larger pedal nerve supplies the lateral and posterior portions of the foot.

A short distance beyond the origin of the larger pedal nerve (p^1) a small nerve arises that passes directly outward into the posterior portion of the proboscis to its margin. From some point, usually not far from its origin, this posterior proboscidial nerve gives rise to an exceedingly delicate fibre that connects with one of the more posterior branches of the smaller pedal nerve (p^3). Another small nerve (Figs. 4, 5 *m*) arises from the larger of the lateral pedal cords, a short distance beyond its union with the pedal ganglion, and coursing backward enters the pedal ganglion on its posterior border. From it arise three fibres of extreme tenuity which renders it difficult to determine their exact destination. The more anterior branch extends outward as far as the point of union of the proboscis and fin, where it breaks up into a number of subdivisions of which one or two appear to extend out onto the surface of the casque. The more posterior branches originating from this loop (*m*), proceed ventrally and branching are apparently distributed to the soft gelatinous tissue between the base of the proboscis and the casque.

Of the pallial nerves arising from the pleural ganglia (*pl*) the right (Figs. 4, 5 v^1) is considerably the larger. Passing outward and backward it then extends forward and downward until it reaches the postero-lateral border of the pallial gland (Fig. 9). Skirting this for a considerable distance it enters the elongated osphradium. At about equidistant intervals between its origin and the osphradium this nerve gives off three or four branches that extend over the surface of the casque. The left pallial nerve (Figs. 4, 5, 9 v^1) courses backward and gradually rising toward the dorsal surface of the animal comes clearly into view at the posterior limits of the proboscis. A short distance out from the pleural ganglion it gives rise to a large nerve, and one usually difficult to follow in this part of its course owing to several small muscle fibres and wrinkles that are almost invariably present in the skin in this region. In carefully cleared preparations, however, it may be traced outward and after giving off one or two branches that extend over the surface of the shell it passes forward and likewise innervates the skin over the anterior portions of the casque. The posterior branch divides into several delicate fibres that extend to the hinder extremity of the animal and after bending on to the ventral surface may be followed to about the level of the hinder border of the pallial gland. In the most favorable preparations

one of the lesser branches of this system may be seen to course above the semicircular casque muscle and unite with a branch of the extensive system developed from the larger visceral nerve now to be described.

The single visceral ganglion, wedged between the pleural ganglia, is slightly asymmetrical in position (Fig. 5). From its posterior borders two nerves arise, the larger (v^3) located almost in the mid line, the smaller on the right side close to the pleural ganglion. The larger visceral nerve (Fig. 9) appears to be distributed wholly to the surface of the shell. Like the posterior branch of the left pallial nerve just described it passes backward and dorsally, crosses the semicircular casque muscle and breaks up into a number of fine branches that may be also be traced far around on the ventral surface of the casque. As mentioned previously one of the smaller more median nerves forms an anastomosis with a similar branch from the right pallial nerve. Before reaching the semicircular muscle branches arise that extend outward over the surface of the shell (Fig. 9). The smaller pallial nerve (v^2) usually passes outward a short distance to the left but soon returns to the median line and resting against the under surface of the oesophagus passes into the visceral mass (Fig. 8). Directing its course to the right it gives off a small nerve that is distributed to the area about the external reproductive opening. Farther backward it sends an exceedingly delicate fibre into the gonad, and finally in the region of the heart breaks up into three or four branches. One, sometimes two of these, may be distinctly followed for a short distance upon the surface of the stomach. Another passes up to the pericardial wall and is there lost as is another that appears to pass directly into the visceral mass beneath the gonad.

Although cephalic eyes are absent there are multitudes of sense organs situated along the margin of the fin that appear to be rudimentary light percipient organs. Each in its fully developed condition (Fig. 16) consists of what probably functions as a simple lens (*l.c.*) and retina (*r.c*). The lens consists of an irregular vesicle filled in life with a fluid of considerable density judging from its refraction and with fragments of cells whose origin will be considered presently. The retina is composed of from five to twenty relatively large cells heavily charged with pigment. In every case a nerve cord, passing beneath this part of the ocellus, sends off delicate fibres whose destination cannot be accurately determined owing to the large quantities

of pigment, but in several cases they have been traced to the pigmented retinal portion.

Concerning the development of these organs there are certain features that are remarkable and apparently unique. In the earliest undoubted stages both regions of the eye, the lens and retina, are already differentiated. In Fig. 13 two cells superficially pigmented, constitute the retina while a few scattered cells represent the beginning of the lens. Concerning the origin of these elements it is difficult to speak with full assurance. The cells of the retina, exclusive of their pigment are in size and general character much like some of the cells in the surrounding connective tissue, but otherwise there are no cogent reasons for ascribing to them such an origin.

Very early in the development of the ocellus other cells (Fig. 14 *s. c*) than those of the retina and lens and intermediate in size migrate from the surrounding (probably connective) tissue and take up positions external to the retinal cells. Their subsequent history shows them continuing in the nature of ensheathing cells and finally forming the walls of the lens.

The nuclei of the lens are relatively very large and their chromatin, in nearly all cases almost homogeneous, stains but faintly in Delafield's haematoxylin. Usually the cytoplasm is relatively small in amount, forming in many cases but little more than a film around the nucleus. About the stage shown in Fig. 14 where the eye is half developed some of the nuclei become characterized by a larger size, by a strong affinity for logwood stains and by a granular appearance of the chromatin. In succeeding stages of development they continue to enlarge until their final volume is fully a hundred-fold greater than at first. During this progressive change the chromatin swells greatly until its maximum amount is reached at a stage when the nucleus is about the size of the one shown in Fig. 15. Beyond this point the chromatin rapidly loses its affinity for stains, becoming in haematoxylin light blue, a faint brown and finally a light yellow before it completely dissolves. In each lens upwards of eight or ten cells pass through the transformations just described and form huge vesicles in which no trace of cytoplasm is visible. These remain grouped together and are surrounded by sheath cells whose position can only be determined by their nuclei (Figs. 15, 16). In the final stages the walls of the vesicles break down and ultimately almost completely disappear.

As the figures show only half of the cells of the lens undergo this metamorphosis. The remainder, for a long time unchanged, are distinctly visible near the center of the lens but as the final stage in the formation of the main fluid cavity of the lens is reached they show signs of degeneration. Their chromatin becomes exceedingly dense and contracted, the nuclear membrane grows irregular in outline, the cytoplasm surrounding them apparently dissolves so that in the final stage in the development of the eye-spot this group of cells is represented by merely a few shrunken remnants usually disposed on one side of the lens.

The Reproductive System.

The reproductive system consists of the ovary and the accessory glands, the latter forming a cap on the anterior end of the visceral mass on the ventral side of the oesophagus. The ovary is composed of a relativley thin sheet of cells investing the visceral nucleus, with the exception of the region of the stomach. It is surrounded by a thin brownish pigmented membrane that divides it into several relatively large follicles. Externally this membrane adheres very closely to the ovary but on the inner side it is more or less separated from it leaving spaces that become larger towards the anterior end of the visceral mass where they connect with the oviduct. Into these spaces the mature sex products are dehisced and are then carried forward to the oviduct and from thence to the exterior.

As just mentioned the irregular spaces of the ovary become continuous with the single oviduct that is situated on the underside of the reproductive cap near to the oesophagus (Fig. 10 *ovd.*). A short distance beyond its point of union with the ovary the oviduct bends sharply and passes between the lobes of the muciparous and albuminiferous glands through which it continues to run until it reaches the right side of the cap where it bends abruptly away from the oesophagus. Here the seminal receptacle (*s.r.*) is attached and immediately beyond the oviduct becomes dilated into the so-called uterine portion (*ut*), the walls of which are thrown into many folds all of which bear cilia whose size and abundance varies considerably.

Beyond the uterine portion the oviduct becomes again narrowed into a relatively slender canal that turns sharply back upon itself and extending toward the oesophagus passes over the muciparous gland to the external opening. In this latter part of its course the oviduct receives two short ducts communicating with the muciparous gland.

Looking at the reproductive cap from above it appears to be composed of tubes coiled irregularly into a circular disc at the right (left in Fig. 10) side of which are situated the tumid lips of the oviduct and albuminiferous and muciparous glands. The more detailed relationships of these glands are shown in the diagrammatic section of the visceral mass. Here it is seen that generally speaking the upper layers of this glandular cap are composed of albuminiferous cells while the muciparous ones constitute the lower and usually larger canals. In each set of glands the walls are thrown into folds of varying size which divide the internal cavity into spaces that are proportionately variable. In every case these pockets communicate with a larger more central cavity. The latter space in the case of the albuminiferous (upper) gland by a somewhat tortuous course opens to the exterior beside the external opening of the oviduct. On the other hand the muciparous gland has no direct connection with the exterior, its means of communication being by ducts with the oviduct and by a connection (indicated by an arrow, Fig. 12) between its cavity and the lumen of the albuminiferous gland.

In every one of upwards of a dozen individuals carefully examined the seminal receptacle contained large quantities of spermatozoa. In fully three times this number of specimens the gonad contained ova in all stages of development but no trace of sperm cells. This appears to the case with all the species of the genus. PECK speaking of *C. calceola* says: "Not only is the generative gland, in all these specimens, in a state of female activity, but I have been quite unable to find any penis to indicate that they ever function as males, or at least so as to effect a copulation among themselves." A ciliated band of cells is described by PECK as "leading away from the external opening of the genital organs, but it becomes less and less conspicuous in its anterior course until it is lost near the opening into the inner pallial cavity; but it does not lead into any groove or cavity, nor is there any indication of its relation to any penis". In *C. spectabilis* even this ciliated tract is absent and there is otherwise no data to enable one to decide if the penis has entirely disappeared; or whether the species are true hermaphrodites; or whether they may be progressively hermaphrodite; or finally if the males may not as yet be undiscovered or possibly described as another genus.

Explanation of the Plate.

Plate 5.

Reference Letters.

b, b^1 anterior and posterior buccal nerves	o otocyst
c cerebral ganglion	p pedal ganglion
c^1, c^2 cerebral nerves	p^1, p^2, p^3 pedal nerves
d anterior pedal commissure	pl pleural ganglion
m, m^1 posterior and anterior pedal loop	v visceral ganglion
	v^1, v^4 right and left pallial nerves
	v^2, v^3 right and left visceral nerves.

Fig. 1. *Corolla spectabilis*, dorsal view. 1 : 1.

Fig. 2. Same individual, ventral view. 1 : 1.

Fig. 3. Innervation of the lip. Cerebral ganglia unshaded, pedal stippled.

Fig. 4. Central nervous system seen from right side.

Fig. 5. Central nervous system seen from ventral side.

Fig. 6. Figure to illustrate the nervous and circulatory (stippled) systems of the fin.

Fig. 7. Longitudinal section through entire animal, somewhat diagrammatic. *ca* casque, *f* fin, *p.g* pallial gland, *pr* proboscis; the oesophagus, central nervous system and visceral mass are also shown. An arrow indicates the opening into the mantle cavity whose bounding wall has shrunken away from the interior of the casque.

Fig. 8. Somewhat diagrammatic figure to illustrate the course of the alimentary canal. *a* anus, *a.r* accessory reproductive organs, *b.d* bile duct, *v* visceral nerve on each side of which are branches of the posterior buccal nerves.

Fig. 9. Distribution of pallial and median visceral nerves. Left pallial (v^1) supplies the entire left half of the casque, while the right visceral (v^4) innervates the osphradium (*os*) and the anterior right half of the shell. The posterior half is supplied by the median visceral nerve (*v*). The muscle bands of the proboscis and the semicircular band at the junction of the proboscis and shell are also shown.

Fig. 10. Diagram of the accessory reproductive organs. *alb* albumen gland, *mu* muciparous gland, *ovd* oviduct, *sr* seminal receptacle, *ut* uterus.

Fig. 11. Pericardial cavity, heart and kidney. *c.a* cephalic artery, *c* outer kidney opening, *k* kidney, *p.c* pericardium, *v.a* visceral artery, *vn* ventricle; two lobes of the stomach, against which the heart rests are shown.

Fig. 12. Longitudinal section through the visceral mass showing the oesophagus (*oe*), stomach with three teeth in position, intestine (cut across in three places), bile duct and liver (*li*) which is coated by the gonad (*g*). On the left the heart (*ht*) is shown within the pericardium behind which the kidney sinus (*s*) and the glandular part of the kidney are shown. An arrow indicates the inner connection between the muciparous and albuminiferous glands.

Fig. 13. Early stage in the development of one of the marginal fin ocelli. *g.c* ganglion cell and nerve fibres, *l.c* lens cells, *r.c* retinal cells.

Fig. 14. Later stage in ocellus development. Some of the lens cells show darkly staining swollen nuclei.

Fig. 15. Still more advanced stage in the formation of ocelli. *nu* nucleus partially degenerated, *v.n* last stage in the vacuolization of nucleus.

Fig. 16. Fully formed ocellus. Some of the lens cells in degenerating condition still persist while others have entirely disappeared leaving a fluid that fills the lens cavity that is surrounded by sheath cells (*s.c*).

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Anatomie des Notoryctes typhlops.

Von

Albertina Carlsson.

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität zu Stockholm.)

Hierzu Tafel 6, 7 und 4 Abbildungen im Text.

Bekanntlich haben sich die Beutelthiere den verschiedensten Lebensarten angepasst, so dass innerhalb dieser Ordnung den Repräsentanten anderer Säugethierordnungen fast analoge Formen vorkommen. Diese Analogien haben mehrfach zu verfehlten Schlüssen betreffs genetischer Beziehungen zwischen Beutlern und Placentaliern geführt. Vor kurzer Zeit wurde in dem von Stirling beschriebenen *Notoryctes typhlops* ein Beutelthier bekannt, welches in bemerkenswerther Weise mit der Insectivorengattung *Chrysochloris* übereinstimmt, ein Convergenzverhalten, auf das Leche (15, p. 104) bereits 1892 hinwies. Das Thier ist nun mehrmals untersucht worden, und wir verdanken den Arbeiten von Dollo (5), Gadow (7), Stirling (22, 23), Wilson (27) und Winge (29) zum Theil eingehende Angaben über dessen Anatomie. Mehrere Einzelheiten des Baues dieses Thieres sind jedoch bisher nicht genügend bekannt geworden. Dies gilt vor allem von dem Skelet, von dem es auch an befriedigenden Abbildungen fehlt, ebenso von Theilen der Musculatur, besonders den Kaumuskeln und den Muskeln der hintern Extremität, sowie von den Eingeweiden, was alles entweder gar nicht oder nur kurz berücksichtigt worden ist. Es sind demnach wichtige Lücken in der Anatomie des Thieres von vergleichend anatomischen Gesichtspunkten aus auszufüllen, ausserdem sind die Beziehungen, welche zwischen *Notoryctes* und *Chrysochloris* bestehen, noch nicht erschöpfend behandelt worden. Dabei wäre besonders festzustellen, wie weit eine übereinstimmende Lebensweise bei zwei genetisch völlig von einander getrennten Thierformen im Stande ist, Convergenzen im Bau eines hoch complicirten Säugethierorganismus hervorzurufen.

Ich nahm darum mit Freude und Dankbarkeit das vertrauensvolle Anerbieten des Herrn Prof. Dr. W. Leche an, ein erwachsenes *Notoryctes*-Weibchen im Zootomischen Institut zu Stockholm untersuchen zu dürfen. Sowohl hierfür als auch für seine Anleitung bei meiner Arbeit und für die Erlaubniss, die Sammlungen der hiesigen Universität zu benutzen, fühle ich mich verpflichtet, Herrn Prof. Leche an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

Skelet.

Schädel.

Die specifischen Eigenthümlichkeiten des Craniums stehen alle mit der grabenden Lebensweise des Thieres in Verbindung.

Unter diesen sind zu beachten:

1) Das Fehlen der Processus paroccipitales (Fig. 1), wie auch Stirling (22, p. 163) erwähnt. Bei andern Beutlern, wie *Macropus* und *Didelphys*, sind sie stark, bei *Dasyurus* schwach entwickelt, bei *Myrmecobius* kommen sie nicht vor. Von den 3 Muskeln, dem M. biventer maxillae, dem M. rectus capitis lateralis, dem M. obliquus capitis superior, welchen diese Fortsätze gewöhnlich als Ursprung resp. Ansatz dienen, entspringt der erstgenannte aus dem Processus mastoideus (siehe unten), was auch bei andern Säugern vorkommt (14, p. 692), und die beiden andern, deren Aufgabe es ist, den Kopf emporzuheben oder seitwärts zu drehen, sind ohne Zweifel sehr schwach, da das Thier in Folge seiner Lebensweise derartige Bewegungen nicht nöthig hat. Von Bedeutung ist, dass bei *Chrysochloris*, die, wie gesagt, in vieler Hinsicht mit *Notoryctes* übereinstimmt, auch diese Processus fehlen (4, p. 114).

2) Die abweichende Lage und Richtung der Condyli occipitales. Diese sind, wie Stirling (22, p. 161) angiebt, nach hinten gerichtet (*oc* Fig. 1 u. 2), nicht ventral- und medialwärts, wie bei *Dasyurus*, *Myrmecobius*, *Didelphys* und *Macropus*, und begrenzen das Foramen magnum occipitis mehr in dessen mittlerm und oberm als in dessen unterm Theil. Dies hängt mit dem Leben des Thieres als Gräber zusammen: Schädel und Wirbelsäule liegen in derselben Ebene (Fig. 4), wodurch grosse Kraft erzeugt wird. Bei *Chrysochloris* sind die Gelenkknöpfe mehr ventralwärts als bei *Notoryctes* gestellt und verhältnissmässig kürzer und breiter.

3) Das Fehlen der Processus postorbitales (Fig. 3 u. 4). Da bei Thieren, welche, wie *Notoryctes*, beständig in unterirdischen Gängen leben, das Auge ein rudimentäres wird, ist im Zusammenhang hiermit der Schutz, den diese Fortsätze dem Auge gewähren, überflüssig geworden, und dieselben werden deshalb zurückgebildet. Diese Verkümmerung findet sich als Convergenzerscheinung bei Gräbern anderer Säugethierordnungen wieder, z. B. bei *Talpa*, *Chrysochloris*, *Spalax*, *Georychus* u. a.

4) Die Schädelknochen scheinen früh zu verwachsen, wodurch der Kopf eine grosse Festigkeit erhält. Die Nähte zwischen den Occipitalia und den Parietalia sowie zwischen den letztern und dem Squamosum sind verwischt, ebenso diejenigen zwischen den Scheitelbeinen und den Stirnbeinen. Zwischen den Lacrymalia, den Maxillaria und den Nasalia habe ich deutliche Suturen gesehen, nicht aber zwischen den Nasenbeinen und den Intermaxillaria, welche dagegen Stirling (22, p. 162) beobachtet hat. An dem Schädeldach finden sich Spuren der Anheftung der Muskeln in dem Auftreten der Unebenheiten und Leisten. Der Jochbogen ist vollständig, obwohl dünn; wo das Zygomaticum sich mit dem Squamosum und dem Maxillare verbindet, konnte jedoch nicht entdeckt werden (Fig. 3 u. 4).

In der Fossa orbito-temporalis finden sich 2 Furchen (Fig. 4); von der vordern derselben sagt Stirling (22, p. 163), dass sie die Grenze zwischen dem orbitalen und dem temporalen Theil genannter Höhle bildet. In derselben liegt das rudimentäre Auge, von dem M. temporalis und der Haut bedeckt (siehe unten und 22, p. 180) nebst den dahin gehörenden Gefässen und Nerven.

Der grössere Theil der Fläche der Nasalia und Intermaxillaria ist besonders uneben, um als Ansatz der bindegewebigen Masse dienen zu können, welche eine Stütze des Nasenschildes bildet (Fig. 12).

5) Die ungewöhnliche Breite der Orbitalregion (Fig. 3), wodurch *Notoryctes* scharf vom Verhalten bei *Dasyurus*, *Phascologale*, *Sarcophilus*, *Perameles* und *Didelphys* abweicht, bei denen sämmtlich dieser Theil des Schädels sehr zusammengedrückt ist; bei *Myrmecobius* und auch bei *Chrysochloris* hat er nicht die Kraft wie bei *Notoryctes* erreicht, ist aber breiter als bei den übrigen hier genannten Thieren.

6) Die conische Gestalt des Craniums — von Stirling (22, p. 161) betont — befähigt die Schnauze, kräftig im Sande zu graben.

7) Die vordern Nasenöffnungen stehen, wie bei Beutlern im Allgemeinen (6, p. 239), terminal und sind ventralwärts gerichtet. Dadurch wird verhindert, dass beim Graben Erde, Sand u. dgl. in die Nase eindringen. Ein Schliessmuskel der Apertura nasalis externa konnte makroskopisch nicht entdeckt werden, wohl aber dort gelegene, zungenförmige Knorpel (*nk* Fig. 1 u. 3), welche nach Parker (16, p. 271) die Beutelthiere charakterisiren.

8) Das Verwachsen der beiden Unterkieferhälften, das ohne Zweifel als eine Anpassung an das Graben mit der Schnauze anzusehen ist. Der Processus coronoideus (Fig. 4) ist weniger als bei *Dasyurus*, *Phascologale* und *Didelphys* entwickelt, eine Folge der Schwäche des M. temporalis und des M. masseter (siehe unten). Die Fossa masseterica ist in Folge dessen wenig abgesetzt; die Crista condyloidea tritt jedoch hervor.

Zuletzt mag die ungewöhnliche Entwicklung der Bulla ossea hervorgehoben werden, wie Stirling (22, p. 162) es auch gethan hat. Von einem andern Dasyuriden, *Antechinomys*, erwähnt Thomas (24, p. 254): „Bullae disproportionally large, their mastoid portion swollen". Bei *Notoryctes* ist sie noch grösser als bei dem erstern Thier, denn bei diesem verhält sich nach tab. 25, fig. 11 der genannten Arbeit das Cavum cranii zu der Bulla ungefähr wie 4 : 1, bei dem letztern wie 2,5 : 1. Die Grösse der Gehörkapsel steht sicherlich im Zusammenhang mit dem scharfen Gehör, von dem Stirling (23, p. 284) spricht.

Von den Foramina der Basis cranii hebe ich (Fig. 1 u. 4) hervor: das Foramen lacerum posterius (*flp*) und lateralwärts von den Condyli occipitales das Foramen condyloideum. Medialwärts vom mittlern Theile der Bulla ossea liegt die Oeffnung (*eust*), durch welche die Tuba Eustachii austritt; wie bei den übrigen Beutlern (6, p. 240) ist an dem Basisphenoideum das Foramen lacerum medium (*flm*) gelegen. An der Lateralseite des Kopfes finden wir das Foramen ovale (*fo*), das ein wenig grössere Foramen rotundum (*fr*) und das Foramen lacerum anterius (*fla*). Weiter nach vorn befindet sich die grosse Fissura orbitalis inferior (*ob*), in den Canalis infraorbitalis führend, dessen vordere Oeffnung, das Foramen infraorbitale, die grossen Aeste des N. trigeminus durchlässt, welche sich in die Haut an der Seite des Oberkiefers und in das Bindegewebe unter dem Nasenschild ausbreiten. Das Foramen stylomastoideum ist sehr klein und wird ein wenig über dem Meatus auditorius externus sichtbar. Ein Foramen oder, wie bei den übrigen Marsupialiern, mehrere Foramina des Ductus

lacrymalis (16, p. 270) haben weder ich noch STIRLING (22, p. 162) gefunden. Mit der Verkümmerung des Auges hat möglicher Weise die Thränendrüse sich völlig zurückgebildet. Ein besonderes Foramen opticum fehlt, wie gewöhnlich, bei den Beutlern.

Die Dentition habe ich zu beschreiben unterlassen, weil sie von GADOW (7, p. 366 f.) und STIRLING (22, p. 165) eingehend untersucht worden ist.

Wirbelsäule.

Um die Beschreibung der Cervicalwirbel von STIRLING (22, p. 168, 169) zu vervollständigen, können folgende Thatsachen angeführt werden.

Die Alae atlantis sind, ganz wie bei *Chrysochloris*, im Vergleich mit dem Verhalten bei *Dasyurus* und *Phascologale* sehr klein; dies steht in Beziehung zu dem geringen Bedürfniss, den Kopf seitwärts zu drehen. Das Foramen obliquum ist deutlich. Die 5 folgenden Halswirbel sind verwachsen (Fig. 4), wie STIRLING (22, p. 168) auch erwähnt, und nur durch das Austreten von 4 Cervicalnerven, d. h. dem 3. bis zum 6. Halsnerven, markirt. Da der 3. und 4. dieser Nerven einander nahe liegen, der 5. sich weit von dem 4. und dem 6. befindet, so muss der 3. Wirbel sehr klein, der 4. und der 5. aber gross sein. Der Epistropheus scheint die lange Ausdehnung bewahrt zu haben, welche den 2. Halswirbel bei *Dasyurus*, *Phascologale*, *Sarcophilus*, *Myrmecobius*, *Phascolomys*, *Bettongia* und andern Beutlern auszeichnet, da der 3. Cervicalnerv weit über den vordern Rand dieser verwachsenen Halswirbel heraustritt. Auch bei *Chrysochloris* finden wir einen langen 2. Halswirbel wieder. Wie STIRLING (22, p. 168) bemerkt, begrenzen die lateralen Ränder fraglicher Wirbel „a wide shallow groove". Diese Ränder entsprechen sicherlich den Pleurapophysen bei *Dasyurus* und *Phascologale*, denn denkt man sich diese Fortsätze caudalwärts verlängert, so würden sie zu der 1. Rippe führen, ganz wie die „lateral borders" bei *Notoryctes* es thun. In dem vordern Theil dieser Wirbel findet sich an der ventralen Seite eine überragende Firste, wahrscheinlich den schwachen Hypapophysen des 2. und 3. Halswirbels bei *Dasyurus* und *Phascologale* homolog. Bei *Chrysochloris* fehlen diese Fortsätze, und die Processus transversi sind kurz, bei *Notoryctes* werden diese letztern durch ein conische Erhebung repräsentirt. Der 7. Halswirbel verhält sich, wie STIRLING (22, p. 169) ihn beschreibt: die Querfortsätze entwickelt, ein Dornfortsatz fehlt, der Bogen (*bo* Fig. 4) schmal, der Körper zusammengedrückt. Die 7 hintersten Cervical-

nerven bilden den Plexus brachialis; seine Zusammensetzung ist aus Textfig. A ersichtlich.

Von den Zygapophysen der 15 Thorakalwirbel sind diejenigen der 12 vordersten Wirbel rudimentär, woraus folgt, dass die verschiedenen Wirbel eine geringe Beweglichkeit besitzen. Sie haben in dem hintern Rande ihre Gelenkfläche caudal- und ventralwärts gerichtet, nicht wie gewöhnlich caudal- und lateralwärts. Nur bei den 3 letzten Wirbeln verhalten sich diese Fortsätze wie bei andern Beutlern. Bei grabenden Thieren anderer Ordnungen ist zu bemerken, dass die entsprechenden Fortsätze bei *Chrysochloris* und *Spalax* wenig, bei *Talpa* aber mehr entwickelt sind. Die Processus spinosi stimmen mit denjenigen bei *Phascologale* und *Dasyurus* überein, indem sie caudalwärts stufenweise kleiner werden. Bei *Chrysochloris* und *Talpa* sind diese Fortsätze am längsten an den mittleren Wirbeln, kürzer an dem oder den ersten und an den letzten Wirbeln. In dieser Region kommen bei *Notoryctes* wie bei *Dasyurus* und *Phascologale* Metapophysen auf den 3 hintersten Wirbeln vor; bei *Chrysochloris*, *Talpa* und *Spalax* fehlen sie. Anapophysen treten bei *Notoryctes* wie auch bei *Chrysochloris*, *Spalax* und *Talpa* an den Thorakalwirbeln nicht auf, finden sich aber auf den 3 letzten bei *Dasyurus* und *Phascologale*. Bei dem von mir untersuchten Exemplar von *Notoryctes* waren keine Hypapophysen vorhanden; Stirling (22, p. 170) hat sie auf dem letzten Wirbel gesehen. Die Querfortsätze sind kräftiger als bei *Dasyurus*, *Phascologale* und *Spalax* entwickelt und haben dieselbe relative Grösse wie bei *Chrysochloris* erreicht.

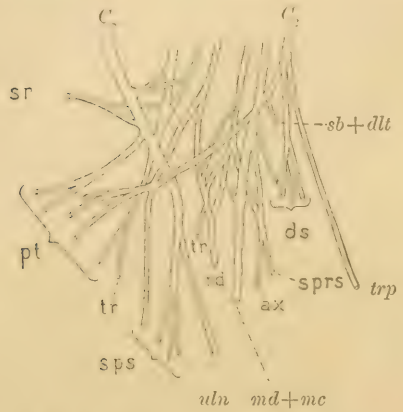


Fig. A. Plexus brachialis. 4 : 1.

Lumbalwirbel finden sich 4 bei *Notoryctes*, d. i. dieselbe Anzahl wie bei *Phascolomys*; die übrigen Beutler besitzen deren 6, 7 oder 8. Die Zygapophysen dieser Wirbel zeigen keine Abweichung; die Metapophysen (*mp* Fig. 4), welche bei *Dasyurus* und *Phascologale* wie auch bei *Chrysochloris* und *Spalax* sich nicht besonders differenziren, haben eine hohe Entwicklung erreicht, um, wie die entsprechenden Fortsätze der Sacralregion, zum Ansatz des starken Hautmuskelzackens zu dienen, welchen Wilson (27, p. 6) „ischio-tergal

slip" nennt. An den 5 vordersten Lendenwirbeln haben sich bei *Dasyurus* und *Phascologale* Anapophysen entwickelt; bei unserm Thierchen wie bei *Chrysochloris* fehlen dieselben. Da nach STIRLING (22, p. 170, 171) Hypapophysen (*hp*) bei *Notoryctes* an dem letzten Brust- und den 3 vordersten Lumbalwirbeln angetroffen worden sind, ich dagegen sie nur an zweien der letztgenannten Wirbel gefunden habe, so ergiebt sich, dass diese Fortsätze sowohl hinsichtlich ihrer Lage wie ihrer Anzahl variiren. Was schliesslich die Processus transversi anbelangt, so stimmen sie bei *Notoryctes* nach Richtung und relativer Grösse mit den entsprechenden der 4 letzten Lendenwirbel bei *Dasyurus* überein und weichen vom Verhalten bei *Chrysochloris* und *Spalax* ab, bei denen sie kurz sind. An dem hintersten dieser Fortsätze findet sich auf der lateralen Fläche eine Crista, welche in ihrem caudalen Ende durch ein Ligament mit dem Ileum innig verbunden ist, was eine besonders feste Vereinigung zwischen der Lumbal- und der Sacralregion bewirkt.

Die Sacralwirbel zeichnen sich bei *Notoryctes* durch die starke Entwicklung ihrer Fortsätze und durch ihre grosse Anzahl aus; *Notoryctes* besitzt deren 6; gewöhnlich werden bei den Beutlern 2 oder 3 (6, p. 68), nur bei *Phascolomys* 4—5 (6, p. 88, 89) angetroffen; *Talpa* und *Chrysochloris* haben je 5 und *Spalax* nur 2.

Die Processus spinosi dieser Wirbel bilden bei *Notoryctes* eine zusammenhängende Crista; von der Partie ihrer Firste, welche den 4 mittlern Wirbeln angehört, verbreitet sich ein lateraler, scheibenförmiger Fortsatz, der sich mit den verwachsenen Metapophysen vereinigt (Fig. 4). Dadurch wird im Sacrum auf dessen dorsaler Seite ein Canal gebildet (*dc* Fig. 5), worin nach STIRLING (22, p. 171) die Foramina der hintern Aeste der Sacralnerven auftreten. Genannter Forscher hat beobachtet, dass bei einzelnen Exemplaren die Vereinigung keine vollständige wird, nach tab. 9, fig. 2 besonders im caudalen Theil des Kreuzbeins, wobei kein Canal, sondern eine tiefe Furche entsteht. Ebenso wie diese Fortsätze haben auch die Metapophysen eine ausserordentliche Stärke bekommen und bilden eine breite Scheibe, welche kopfwärts mit dem Ileum und caudalwärts mit dem Ischium und den damit vereinigten Processus transversi des 5. und 6. Sacralwirbels verwachsen ist. Auf diese Weise tritt im hintern Theil der Sacralregion noch ein Canal auf, welcher ventralwärts vom erstgenannten liegt, aber bedeutend kürzer ist (*vc* Fig. 5). Da die mit den verwachsenen Processus spinosi vereinigte Metapophysenscheibe nur

von dem Hautmuskel bedeckt wird und an ihrer ventralen Fläche einigen der Mm. glutaei als Ursprung dient, entspricht diese Knochenscheibe wahrscheinlich nicht nur den Metapophysen, sondern auch einer Verknöcherung der Fascie genannter Muskeln und ist ohne Zweifel dem verknöcherten dorsalen Schilde des männlichen *Tragulus kanchil* homolog. Dieser liegt nach Gray (9, p. 226) auf der dorsalen Seite der Rückenmuskeln, unter der Haut, und ist mit den Processus spinosi der Lumbal- und Sacralwirbel vereinigt. Im Gegensatz zum Verhalten bei *Notoryctes* hat dieser Schild bei *Tragulus* sich über die Lumbal- und Beckenregion verbreitet und wird von mehreren durch Suturae mit einander verbundenen Theilen zusammengesetzt. Bei *Ornithorhynchus* ist, wie Howes (11, p. 546 f.) gezeigt hat, die Metapophyse des 1. Sacralwirbels mit dem Ileum verwachsen, bei *Echidna* vereinigen sich die genannten Fortsätze aller Sacralwirbel mit dem Darmbein. Bei diesen beiden Thieren sind die Metapophysen nicht in so hohem Grade vergrössert, dass sie dem Ileum überlagern und nahe der Crista mit ihm verwachsen, die gluteale Fläche besagten Knochens deckend, was bei *Notoryctes* geschieht. In Folge dieser Ueberlagerung kann bei letzterm Thierchen keine Arcade, wie bei den Monotremen, zwischen den Processus transversi, den Metapophysen und den Sacralwirbeln gebildet werden.

Auch die Processus transversi des Kreuzbeins vereinigen sich zu einer Scheibe; ventralwärts von dieser hebt sich die Spitze des vordersten Querfortsatzes (*tr* Fig. 4 u. 6) von derselben Form wie der entsprechende Processus des letzten Lendenwirbels, wie auch Stirling (22, p. 171) betont, und dient zugleich mit den gleichbenannten Fortsätzen der Lumbalwirbel dem M. psoas minor als Ursprung. Diese so entstandene Platte ist an jedem Wirbel durchbohrt, um die untern Aeste der Sacralnerven durchzulassen. Die zwei hintersten Fortsätze sind verbreitert und mit dem Ischium und der ventralen Verlängerung der Metapophysen vereinigt, wobei keine Nähte die Grenzen der Knochen bezeichnen.

Durch die grosse Anzahl Wirbel, die in das Kreuzbein eingehen, die enorme Vergrösserung der Fortsätze und deren Verwachsen, wodurch im vordern Theil des Sacrums ein Canal und im hintern zwei solche entstehen, hat die fragliche Region bei *Notoryctes* eine relativ ungewöhnliche Länge und Kraft gewonnen.

Diese eigenthümliche Entwicklung hängt, wie Winge (29, p. 92) betont, von einer durch die Lebensweise des Thieres verursachten

Anpassung ab, macht diesen Körpertheil zu einer festen Stütze beim Graben mit der Schnauze und den Vorderpfoten und dient wahrscheinlich auch als Mittel, den auf diese Weise entstandenen unterirdischen Gang zu erweitern. Die 3 letzten Lumbal- und alle Sacralnerven gehen in den Plexus lumbo-sacralis ein; betreffs seiner Bildung siehe Fig. B.

Was die 12 Schwanzwirbel angeht, so habe ich zu Stirling's Beschreibung derselben (22, p. 171, 172) nur einiges in Betreff der Fortsätze hinzuzufügen. Wie an den Lenden- und Sacralwirbeln zeichnen sich auch hier die Metapophysen (*mp* Fig. 4) durch ihre Stärke aus. An dem 5. und 6. Wirbel sind sie an dem Ende keulenförmig, nehmen an Grösse an den folgenden ab. Sie begrenzen nebst den Processus transversi eine tiefe Furche, worin die Sehnen des M. levator caudae externus verlaufen (siehe unten), verschmelzen aber mit diesen Fortsätzen an den 4 letzten zu einer dicken Scheibe. Von „the chevron bones" (*ch* Fig. 4) sind die ersten sechs durchbohrt und besonders entwickelt; der 1. liegt zwischen dem 3. und 4. Schwanzwirbel, der 6. folglich zwischen dem 8. und 9., darauf folgen 3 rudimentäre, compacte. Dornfortsätze finden sich an den 5 vordersten Wirbeln, Hypapophysen (*hp*) nur an den 2 ersten.

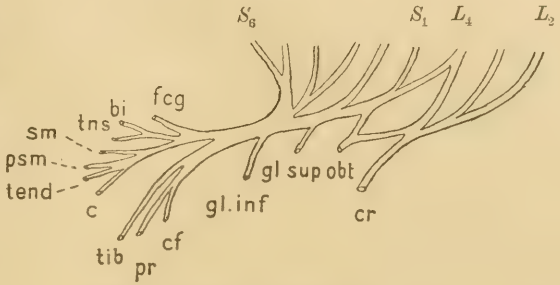


Fig. B. Plexus lumbosacralis. 2 : 1.

Knochen des Brustkastens.

Das Praesternum besitzt eine starke, ventrale Crista (Fig. 4), von derselben Form wie diejenige bei *Chrysochloris* und *Spalax*, und wird caudalwärts durch ein Gelenk mit dem Mesosternum vereinigt. In Folge dessen kann sich die Musculatur der vordern Seite des Halses, wenn sich der Kopf nach der Ventralseite beugt, in hohem Grade zusammenziehen und wird ihre Wirkung dadurch vermehrt. Nach Stirling (22, p. 172 und tab. 7, fig. 5 u. 6) verwächst der sternale Theil der 1. Rippe bisweilen völlig mit dem Praesternum, bei andern Exemplaren wird die Vereinigung durch „a bony ridge" bezeichnet. Bei dem von mir untersuchten Thier ist das Verwachsen so innig, dass

keine Andeutung einer Sutura entdeckt werden kann. Wie oft bei grabenden Tieren, z. B. *Dasypus*, *Spalax*, *Chrysochloris* u. a., ist die 1. Rippe stärker entwickelt als die folgenden. Sie articulirt durch das Capitulum mit der tiefen Gelenkfläche am Ende der Pleurapophysen der 5 verwachsenen Cervicalwirbel, durch das Tuberculum mit dem Processus transversus des 1. Thorakalwirbels und wird auch durch ein Ligament mit dem Querfortsatz des 7. Halswirbels vereinigt. Das Capitulum ist folglich mit Uebergehung des schwachen 7. Halswirbels, um eine feste Verbindung zu gewinnen, vom Wirbelkörper nach der Pleurapophyse gewandert. Eine sehr eigenthümliche Lage, welche sich bei *Chrysochloris*, *Spalax* und *Talpa* nicht wiederfindet, besitzen die sternalen Enden der 2.—7. Rippe, nicht nur der 5., 6. und 7., wie Stirling (22, p. 174) gefunden hat, indem sie das Mesosternum ventralwärts überlagern (Fig. 4). An denselben Rippen tritt eine knorplige Mittelpartie auf, die auch vom genannten Forscher beschrieben ist (22, p. 173) und bei mehreren Sauriern, *Varanus*, *Heloderma* u. a., und bei den Monotremen vorkommt. Hierdurch werden eine hochgradige Beweglichkeit des Brustkorbes und eine caudale Verschiebung der weichen Rippentheile ermöglicht, so dass sich der Körper, um leichter im Sande vorzudringen, verschmälern kann.

Die vordere Extremität stimmt in auffälliger Weise mit derjenigen von *Chrysochloris* überein, obwohl Verschiedenheiten im Einzelnen beobachtet werden können. So hat die Scapula (Fig. 7) dieselbe Gestalt wie bei *Chrysochloris* und weicht von der bei den Beutlern vorkommenden ab. Die Fossa supraspinata ist jedoch bei unserm Thierchen grösser und die Spina scapulae länger als die fraglichen Theile bei *Chrysochloris*, bei dem das Metacromion und der Processus coracoideus mehr entwickelt sind. Die hintere Spina des Schulterblatts ist bei *Notoryctes* kräftiger als bei diesem; Dobson (4, p. 116) nennt sie zwar nicht Spina, sondern eine Verdickung des glenoidalen Randes. Eine homologe Spina findet sich bei andern Gräbern, wie z. B. bei *Dasypus* und *Myrmecophaga*, und steht im Zusammenhang mit der grossen Entwicklung des scapularen Kopfes des M. triceps brachii (27, p. 37), welche auch die Verlängerung des hintern innern Winkels verursacht hat. Auf dieselbe Weise hat die Grösse des M. supraspinatus die langgestreckte Form des vordern innern Winkels veranlasst. Wie Gadow (7, p. 362) nachgewiesen hat, findet sich auf dem Acromion eine Facette für den proximalen Theil des Humerus. Gewöhnlich tritt bei grabenden Thieren eine entwickelte Clavicula auf; bei *Chrysochloris* und *Notoryctes* ist dieselbe sehr schlank und

mit der Grätenecke (17, p. 33) durch ein mesoscapulares Segment verbunden; ein gleiches, jedoch unverknöchert, wird auch bei den Beutlern beobachtet, abgesehen von den *Peramelidae*, welchen ein Schlüsselbein fehlt.

Am Humerus setzt sich der Tuberculum minus im Vergleich mit dem Tuberculum majus wenig ab, wahrscheinlich weil die Insertion des M. latissimus dorsi auf den Vorderarm hinab gewandert ist (27, p. 16). Die Crista deltoidea (Fig. 7) endet mit einem hervorragenden Fortsatz, durch eine Furche in zwei Partien getheilt; die proximale dient einem Theil des M. deltoideus, die distale dem M. pectoralis zum Ansatz. Bei *Chrysochloris* hat sich eine solche Furche nicht gebildet, und letzt genannter Muskel befestigt sich nach Dobson (4, p. 120) proximalwärts von dem M. deltoideus. Die Crista ectocondyloidea erstreckt sich beinahe bis zum Collum humeri; bei *Chrysochloris* ist sie kürzer. In Folge der Stärke der Flexormuskeln (27, p. 53 f.) ist der Condylus internus humeri sehr ausgezogen; bei *Chrysochloris* hat ausserdem die Anheftung des M. latissimus dorsi dazu beigetragen. Da nach Dobson (4, p. 120) die Grabekraft dieses Thieres durch den distalen Ansatz des genannten Muskels und des mit demselben vereinigten M. teres major vermehrt wird, muss diese Kraft bei *Notoryctes* noch grösser sein, weil die Insertion auf den Vorderarm übergegangen ist. Ein Foramen supracondyloideum fehlt wie bei *Dasyurus*, ist aber den meisten Marsupialiern und auch *Chrysochloris* eigen. Der Humerus besitzt, wie auch Stirling (22, p. 175) erwähnt, in seinem distalen Ende 2 Gelenkköpfe, einen grössern für den Radius und einen kleinern für die Ulna. Aus einer eingehenden Untersuchung aber erhellt, dass der erstere Gelenkkopf mit den beiden Knochen des Vorderarms articulirt, der letztere nur mit der Ulna. Das Gelenk stimmt mit dem bei den Beutlern gewöhnlichen nach Tornier (25, p. 408): die concave Ulnarfacette bildet eine directe Fortsetzung der Radiusfacette und articulirt nebst dieser auf demselben Gelenkkopf am Humerus; aber neben dieser Gelenkfläche für die Ulna, von diesem Forscher „die primäre“ genannt, kommt eine andere, „die secundäre“, mehr medialwärts gelegene vor, welche mit einer nur für sie bestimmten Erhebung des Humerus in Verbindung steht. Die Ulna, welche ein besonders kräftig entwickeltes Olecranon besitzt, liegt wie bei *Phascolomys, Chrysochloris* und den Monotremen in ihrer ganzen Länge hinter dem Radius; diese Lage wird vom Flower (6, p. 269) als die ursprüngliche angesehen; Winge (29, p. 80) vertritt eine abweichende Auffassung, denn er sagt von *Ornithorhynchus*, dass

die Ulna von der Vorderseite des distalen Endes des Humerus rückwärts gedrängt worden sei. Ein dritter Knochen im Vorderam, welcher bei *Chrysochloris* in Folge einer Verknöcherung in der Sehne des M. flexor digitorum profundus (Dobson, 4, p. 121) auftritt, wird hier durch einen Sesamknochen im entsprechenden Muskel am Handgelenk vertreten.

Die Hand (Fig. 7 u. 8) weist, wie Stirling (22, p. 176) angiebt, grosse Abweichungen vom gewöhnlichen Marsupialiertypus durch Anpassungen auf. In der ersten Carpalreihe sind 2 Knochen vorhanden – genannter Forscher hat deren 3 beobachtet —, ein radialer und ein ulnarer. Der letztere (*uc*) articulirt mit dem Radius, der Ulna, dem radialen Carpalknochen (*rc*) und trägt das Metacarpale 4 und 5 sowie das Pisiforme (*mec 4*, *mec 5*, *r*). Der Lage nach zu urtheilen, könnte er dem Triquetrum und dem Hamatum entsprechen. Der radiale Knochen ist wahrscheinlich durch das Verwachsen mehrerer Knochen gebildet worden, was durch das Vorkommen eines Canals zum Durchtritt der Sehne des M. flexor carpi radialis (27, p. 55), sowie durch das Verhalten zu den Metacarpalia angedeutet wird. Er besitzt nämlich Gelenkfacetten für die drei mittlern von diesen. Sein ulnarer, der dorsalen Seite der Hand zugewandter Theil, welcher einen kleinen Gelenkkopf für den Radius hat, ist vermuthlich dem in dem von Stirling untersuchten Exemplar selbständigen Lunatum homolog; proximal- und radialwärts findet sich noch eine Facette für die Speiche. Schliesslich articulirt er mit einem kleinen Knochen, welcher das Metacarpale 1 trägt und welcher also als ein Multangulum majus (*mt*) angesehen werden muss. Nach Stirling (22, p. 176) repräsentirt er das Naviculare und die ganze 2. Carpalreihe; nach obiger Darstellung wäre er aus dem Naviculare, Lunatum, Capitatum und Multangulum minus zusammengesetzt. Gleichwohl wäre es möglich, dass die 3 ulnaren Knochen der 2. Carpalreihe sich mit den Metacarpalia 2—5 vereinigt hätten. Derartige Fälle sind beobachtet worden, so ist z. B. bei *Bradypus* nach Flower das Multangulum majus mit dem Metacarpale 1 verwachsen (6. p. 304), und nach Hoffmann (10, p. 555 u. 556) vereinigen sich bei einigen Eidechsen Tarsal- und Metatarsalknochen mit einander. Eine endgültige Deutung des Carpus bei *Notoryctes* kann nur durch Untersuchung junger Stadien gewonnen werden. Der 1., 2. und 3. Finger besitzt je 2 Phalangen, der 4. nur eine und der 5. besteht aus einem Metacarpale, welches nebst dem langgestreckten Pisiforme von einer breiten, platten Kralle umgeben wird. Da Stirling nur 4 Metacarpalia, eine Phalanx im 3. Finger, kein Mult-

angulum majus, aber ein selbständiges Lunatum gefunden hat, können diese Verschiedenheiten als individuelle Schwankungen gedeutet werden. In der palmaren Seite der Hand liegt ein von Stirling (22, p. 177) erwähnter Sesamknochen. Wie Wilson (27, p. 57) auch gefunden hat, befestigt sich an demselben der M. flexor digitorum, und von dessen distalem Ende gehen die Insertionssehnen besagten Muskels aus. Man darf ihn wohl nicht als einen selbständigen Knochen ansehen, sondern als eine Verknöcherung in der Sehne des Muskels, welche zur Vermehrung der Festigkeit des Carpus entstanden ist. Die daran befindlichen Gelenkflächen gegen das Pisiforme, den grossen radialen Carpalknochen und die Endphalangen des 3. und 4. Fingers sind neu erworbene Bildungen, die gleichfalls die Kraft der Hand vergrössern.

Aus Obigem erhellt, dass der radiale Theil der Hand mit seinen 2 gegen die palmare Seite gebogenen, der Grösse nach reducirten Fingern hinsichtlich des Skelets mehr von dem Ursprünglichen bewahrt hat als der ulnare, wo grössere Veränderungen eingetreten sind. Bei *Chrysochloris* ist die Reduction oder das Verwachsen der Carpalknochen theilweise eine andere gewesen: die Knochen der ersten Carpalreihe sind ziemlich unverändert geblieben, und in der zweiten finden sich das Capitatum und das Hamatum; das Multangulum majus aber und das Multangulum minus können als selbständige Knochenstücke nicht nachgewiesen werden. Von den Metacarpalia ist das 5. verschwunden und das 4. verkümmert (4, p. 116); bei *Notoryctes* hat der 5. Mittelhandknochen sich erhalten, und der 4. Finger entspricht an Kraft dem 3. bei *Chrysochloris*. Der 3. Finger ist bei *Notoryctes* auch ein kräftiger, der Index schwächer als bei *Chrysochloris*; der Pollex ist bei beiden Thieren beinahe gleich gross.

Die hintere Extremität.

Von den Beckenknochen ist das Ileum dorso-ventralwärts comprimirt, wodurch die Crista lateralis den seitlichen Rand bildet und die Spina ilei anterior inferior eine beinahe dorsale Richtung bekommt (*ila* Fig. 4). Sie muss trotz der ungewöhnlichen Lage dem gleich benannten Fortsatz der übrigen Säuger homolog sein, denn von ihr geht der M. rectus femoris aus. Die Ursprungsfläche des M. ileopsoas ist hier besonders entwickelt und bildet, wie es auch bei *Phascolomys* der Fall ist, nebst der glutaealen Fläche die ganze Crista ossis ileum, im Gegensatz zum Verhalten bei *Dasyurus* und *Phascologale*, bei denen sie nicht den Darmbeinkamm erreicht. Das Tuberculum ileo-pectineum tritt scharf hervor (Fig. 4), veranlasst durch die Grösse

des M. psoas minor. Durch eine besonders kurze Symphysis pubis unterscheidet sich *Notoryctes* von sonstigen Beutlern (Fig. 6). Auch bei andern grabenden Thieren wie bei mehreren Insectivoren, Nagern und Edentaten beobachten wir dasselbe. Im Zusammenhang mit dem ventralwärts schmalen Becken wird das Foramen obturatum vermindert; es ist beinahe kreisrund. Eine zweite Eigenthümlichkeit des Beckens bei *Notoryctes*, wodurch es sich von andern Marsupialiern unterscheidet, die aber bei den Edentaten vorkommt, ist, dass das Ischium mit den Processus transversi der beiden letzten Sacralwirbel verwächst. Die Incisura acetabuli ist sehr tief. Die Beutelknochen (*mrs*) sind, wie Gadow (7, p. 362), Stirling (22, p. 178) und Winge (29, p. 92) betont haben, sehr verkümmert; dadurch aber steht *Notoryctes* unter den Beutlern nicht isolirt, denn dieses Merkmal findet sich auch bei andern, wie z. B. bei *Thylacinus* und *Petaurus*, wieder.

Das Caput femoris ist, wie gewöhnlich, medialwärts von der Längsaxe des Knochens gerichtet; ein kurzes Collum femoris tritt hervor; die Fossa digitalis fehlt. Der Trochanter major (*tm* Fig. 9) hat in Folge der Stärke des M. vastus externus (siehe unten) eine enorme Entwicklung genommen und besitzt in der ventralen Seite eine Vertiefung, welche die Ursprungsfläche des fraglichen Muskels vergrössert. Vergleichweise scheint der Trochanter minor verkümmert zu sein. Das Oberschenkelbein articulirt mit der Fibula durch eine kleine Gelenkfläche und mit der Tibia durch eine grössere, welche continuirlich in diejenige für die Patella (*pta*) übergeht.

Die Kniescheibe hat bei *Notoryctes* eine hochgradige Entwicklung erreicht, welche um so bemerkenswerther ist, als sie unter den Marsupialiern nur bei den *Peramelidae* verknöchert ist, bei den übrigen entweder knorpelig oder rudimentär (6, p. 336). Die starke Ausbildung der Patella hängt mit der Grösse des M. extensor cruris und der Crista tibiae zusammen. Sie besitzt ventral-dorsalwärts eine Länge, welche sich zu derjenigen des Femurs wie 2 : 5 verhält. Auf ihrer lateralen Fläche tritt eine Crista auf, die sie in zwei ungleich grosse Hälften theilt.

Die Tibia wird durch die Vergrösserung ihrer Crista und den festen Connex mit dem Wadenbein charakterisirt; jedoch kommt es nicht zu einem Verwachsen wie bei *Chrysochloris*. Eine Bewegung zwischen den genannten Knochen, welche bei einigen Beutelthieren stattfindet (6, p. 337), ist also hier nicht möglich. Wie oft in dieser Ordnung (14, p. 597), besitzt das proximale Fibulaende zwei

Fortsätze, welche sich ungewöhnlich kräftig entwickelt haben. Das Foramen im proximalen Theil des Knochens, von welchem Gadow (7, p. 362) spricht und wozu er ein homologes in einem Skelet von *Tatusia peba* im Museum in Cambridge gefunden hat, wird von einem Blutgefäss durchlaufen. Dieses ist wahrscheinlich zuerst von bindegewebigen Fasern überbrückt, welche später, um einen recht sichern Schutz zu gewähren, von verknöcherten ersetzt werden. Bei den beiden Skeleten von *Tatusia* — *Tatusia peba* und *Tatusia novemcincta* — in der hiesigen Sammlung tritt kein ähnliches Foramen auf; es darf in dieser Gattung nicht als constant angesehen werden. Die beiden Unterschenkelknochen sind im Gegensatz zum Verhalten bei *Dasyurus*, *Didelphys*, *Phascolomys* und andern Beutlern (14, p. 597) von derselben Länge; ein Sesamknochen, welcher bei verwandten Thieren oft das Wadenbein proximalwärts verlängert, fehlt.

Der Fuss ist, wie Stirling (22, p. 179) bemerkt hat, weniger umgebildet als die Hand. Er bietet ganz wie diese in seinem Aeussern durch seine medialwärts gerichtete Stellung und die an die plantare Seite gebogene 5. Zehe eine grosse Aehnlichkeit mit demjenigen der *Chrysochloris*. Das Metatarsale 1 articulirt bei beiden mit dem distalmedialen Ende des Entocuneiforme (*ent* Fig. 9 u. 10), und die Gelenkfacetten der 2 folgenden Metatarsalia sind auch auf gleiche Weise gespalten, um die äussern Cuneiformia umfassen zu können. Die 5. Zehe besitzt bei *Chrysochloris* eine gewöhnliche Kralle, bei *Notoryctes* eine verbreiterte, beinahe hufartige. Von den 3 Ossa cuneiformia ist bei *Notoryctes* das mediale (*ent*) das grösste und trägt allein den grossen tibialen Randknochen (*rk*), welcher bei *Phascologale* auch mit dem Naviculare articulirt. Das Os cuboideum entspricht wahrscheinlich nicht nur diesem, sondern auch dem Ectocuneiforme, weil es mit den 4 äussern Mittelfussknochen articulirt, eine Vermuthung, welche auch Stirling (22, p. 180) aufgestellt hat. Wie gewöhnlich bei den *Dasyuridae* ist das Metatarsale 1 den andern parallel gelagert; der 5. Mittelfussknochen (Fig. 9) besitzt plantarwärts eine hakenförmige Verlängerung; diese nebst dem langen Tuber calcanei bildet die äussere Begrenzung einer tiefen Furche, deren mediale Wand aus dem Randknochen besteht und in welcher die Sehnen des M. flexor fibularis (siehe unten) verlaufen. Alle Zehen besitzen die gewöhnliche Anzahl von Phalangen; sie sind folglich nicht, wie bei *Chrysochloris*, reducirt, bei dem jede Zehe nur deren zwei hat. Die Entwicklung der 1. Zehe deutet nach Winge (29, p. 92) darauf hin, dass *Notoryctes* in dieser Hinsicht etwas mehr Primitives als sonstige

Beutler aufweist oder dass die Kralle eine Bildung darstellt, welche wieder erworben worden ist.

Dollo hat nachgewiesen, dass „tous les marsupiaux avec gros orteil fonctionnel ont ce gros orteil opposable“ und dass „chez la plupart des marsupiaux avec gros orteil opposable nous trouvons une autre disposition remarquable: la prédominance du quatrième orteil“ (5, p. 192).

Was die letztere Behauptung betrifft, so ist dieselbe schon 1885 von Leche (14, p. 608) ausgesprochen; dieser Forscher hat auch nachgewiesen, dass die 4. Zehe nicht nur bei Beutlern, sondern auch bei Insectivoren und Halbaffen bei Differenzirung die längste wird.

Bei *Notoryctes typhlops* finden wir einen functionirenden Hallux sowie die 4. Zehe länger als die übrigen. Ist aber dieser Hallux opponirbar oder weist er Spuren davon auf, dass er dies gewesen ist?

Schon aus einer Untersuchung des nicht skeletirten Fusses geht hervor, dass er nicht den übrigen Zehen entgegengestellt werden kann, denn er hat dieselbe Richtung wie die 3 nächst liegenden (Fig. 10 u. 11). Es erübrigt also nur, zu untersuchen, ob noch irgend welche Zeichen einer ehemaligen Opponirbarkeit aufzufinden sind. Die Haut zwischen der 1. und der 2. Zehe, welche sich nach der Krallenphalanx erstreckt, ist aber weiter als diejenige zwischen der 2. und der 3. (Fig. 11), wodurch der Hallux von der 2. abgespreizt werden kann. Dieser Umstand entspricht aber nicht einmal einem geringen Grade von Opponirbarkeit. Von den „intrinsic muscles“ besitzt *Notoryctes* nur zwei, den M. abductor hallucis und den M. adductor hallucis (s. unten). *Didelphys* nach Ruge (20, p. 647 u. 648 und tab. 35, fig. 48—50) und *Phascolarctos* nach Cunningham (3, p. 64 und tab. 7, fig. 2), welche beide mit opponirbarem Hallux versehen sind, besitzen einen zweiköpfigen M. contrahens für die 1. Zehe — Caput transversum und Caput obliquum — von der Zwischensehne der Mm. contrahentes ausgehend. Bei den Raubthieren, welche eine gut ausgebildete, aber nicht opponirbare 1. Zehe besitzen, findet sich nach Windle u. Parsons (28, p. 174 und fig. 6) nur ein Adductor der 1. Zehe, welcher, nach der Abbildung zu urtheilen, dem Caput obliquum am Hallux der genannten Beutler homolog ist; ein Caput transversum fehlt. Dieses muss somit bei diesen Beutlern als Opponent der grossen Zehe betrachtet werden, da es, wie gesagt, bei *Didelphys*, *Phascolarctos* und nach Ruge (20, p. 649 ff.) bei den meisten Affen auftritt, den Carnivoren aber nicht eigen ist. Bei *Dasyurus* mit seinem rudimen-

tären Hallux sind die Mm. contrahentes schwächer als bei *Didelphys* und *Phascolarctos*, und nach der 1. Zehe erstreckt sich nur ein kleiner Muskel, homolog dem Caput obliquum dieser beiden Beutler. Er kann aber ebenso wenig wie der gleich benannte bei den Carnivoren den Hallux opponirbar machen; und da der bei *Notoryctes* vorkommende M. adductor hallucis in Ursprung, Lage und Stärke mit dem entsprechenden Muskel bei *Dasyurus* übereinstimmt, kann er auch nicht die fragliche Bewegung hervorbringen.

Betreffs *Notoryctes* hat Dollo (5, p. 200) nachzuweisen gesucht, dass derselbe von einem Baumthier abstammt und einen opponirbaren Hallux gehabt hat, und zwar durch:

1) prédominance du quatrième orteil;
2) réduction du deuxième et troisième orteils;
3) légère syndactylie de ces orteils;
4) allongement de l'entocuneiforme, si remarquable dans un pied raccourci.

Was die beiden ersten Behauptungen angeht, so finden wir, dass die Zehen von der 4. bis zur 1. gleichmässig an Länge abnehmen, so dass die Reduction nur wenig ins Auge fällt (Fig. 10 u. 11). Die Verlängerung des Entocuneiforme kommt auch bei sonstigen Gattungen der Familie *Dasyuridae* vor, wie z. B. bei *Dasyurus*, *Sarcophilus*, *Myrmecobius* und *Phascologale*[1]) vor und wird auch bei solchen Thieren angetroffen, welche nicht von Kletterern mit opponirbarem Hallux hergeleitet werden können, wie z. B. *Gymnura rafflesii*. Nun hat Dollo (5, p. 202) beobachtet, dass bei Beutelthieren, welche auf Bäumen leben, wie den *Phalangeridae*, die Gelenkfläche für das Metatarsale 1 sich an der Seite des Entocuneiforme und nicht an dessen Spitze befindet. Bei *Notoryctes* tritt die fragliche Facette nicht wie bei *Sarcophilus* an dem Ende des Entocuneiforme, sondern an dem distal-medialen Theil des Knochens auf. Aber nicht nur das Metatarsale 1 ist medialwärts gedreht, sondern dasselbe ist auch der Fall bei den 3 folgenden Metatarsalia, woraus folgt, dass nicht einmal die Richtung des Gelenks für eine Opponirbarkeit spricht.

Von dem Syndactylismus sagt Gadow (7, p. 370): „The toes of the hinder extremities have to considered as free. There is at the utmost a very slight indication of syndactylism of the second and third toes, far less obvious than it is even in *Phascolomys*. In its free

1) Wie das Entocuneiforme sich bei *Antechinomys* verhält, ist mir unbekannt.

toes *Notoryctes* agrees with *Didelphidae*, *Dasyurus*, *Thylacinus*, *Phascologale*, *Myrmecobius* and *Phascolomys*." Gadow hält also den Syndactylismus bei *Notoryctes* für sehr gering, und bei den beiden zu meiner Verfügung gestellten Exemplaren war ich nicht im Stande, im Aeussern oder hinsichtlich der Musculatur irgend welche Spuren davon zu entdecken. Nach Cunningham (3, p. 43 u. 44) sind bei der bekanntlich stark syndactylen *Phalangista* die Sehnen der 2. und der 3. Zehe des M. extensor digitorum communis longus und des M. flexor brevis digitorum an Stärke und Anzahl reducirt worden. Bei *Notoryctes* ist die Sehne der 4. Zehe des M. extensor digitorum communis longus kräftiger als diejenigen der 2. und der 3., und zwar als Folge der grössern Länge dieser Zehe; der M. flexor digitorum communis brevis aber, obwohl sehr verkümmert (siehe unten), inserirt nur an der 2. und der 3. Zehe, ein Umstand, der nicht auf Syndactylismus hindeutet.

Es scheint mir also, dass die functionirende 1. Zehe des *Notoryctes* nicht opponirbar ist und dass in Folge der grossen Functionsveränderung des Fusses bis jetzt keine deutlichen Spuren einer ursprünglichen Opponirbarkeit mit Sicherheit nachgewiesen werden können.

Musculatur.

Von einer vollständigen Beschreibung derselben habe ich absehen können, da Wilson (27) die Mehrzahl der Muskeln bereits untersucht hat. Nur für die Musculatur der hintern Extremität und für einige andere Muskelgebiete von grossem Interesse fehlen bisher Angaben, weshalb diese hier von vergleichenden Gesichtspunkten aus behandelt werden.

Der Hautmuskel ist, wie Wilson (27, p. 5, 6) sagt, sehr dünn. Er nennt ihn „meagre" und giebt an, dass er schwächer als gewöhnlich bei den Beutlern entwickelt ist. In der ventralen Seite des Thieres treten 2 Schichten auf: eine oberflächliche, die ganze Bauchfläche deckend, der gleichnamigen Schicht des M. cutaneus bei *Didelphys* entsprechend (14, p. 660), und eine schwache tiefe, welche in der Gegend der Glandula parotis auftritt, sich medial- und caudalwärts erstreckend, und die gegenseitige im mittlern Theil der Luftröhre kreuzt, um am Oberarm zu endigen. Diese Partie fungirt sicherlich als ein Sphincter colli. Schwanzwärts davon, über dem M. pectoralis, verlaufen einige Muskelfasern in der Querrichtung des Körpers, die sich an die Scapula anheften. Am Abdomen findet sich nur eine

Schicht; aus derselben hat sich der M. sphincter marsupii [1]) differenzirt, in den lateralen Beutelfalten eingeschlossen. Bei den übrigen Marsupialiern tritt gewöhnlich eine dritte Hautmuskelschicht auf; ausser bei *Notoryctes* fehlt diese bei *Myrmecobius* und *Phascologale* (14, p. 660). Auf der dorsalen Seite des Körpers gehen die Hautmuskelfasern nur in der Längsrichtung desselben und bilden neben dem Rückgrat eine besonders dicke Schicht. Von grossem Interesse ist der ungewöhnlich starke Zacken, von Wilson (27, p. 6) „ischio-tergal slip" genannt, welcher sich an den Metapophysen der Lumbal- und Sacralwirbel befestigt.

Gesichtsmusculatur. Der stärkste hierher gehörende Muskel wird durch ein vom Os zygomaticum ausgehendes, dreischichtiges Bündel gebildet. Die oberste Schicht, welche sich durch einen geringen Unterschied in der Richtung der Muskelfasern in zwei Portionen trennt, entspricht den Mm. zygomaticus major et minor (*zgm* Fig. 12) und inserirt durch 2 lange Sehnen an der Oberlippe und an der Haut neben der vordern Nasenöffnung. Die mittlere Schicht geht in 2 schlanke Sehnen über und zeigt sich durch Lage und Insertion als den Mm. levator alae nasi superior et inferior (*lns*) homolog. Der durch das Foramen infraorbitale austretende Ast des N. trigeminus trennt die unterste Muskelschicht von den zwei vorhergehenden. Sie besteht ausschliesslich aus Muskelfasern, welche in der Haut an der Schnauze endigen, und repräsentirt einen deutlichen M. levator labii superioris et erector vibrissarum. Das Vorkommen dieses Muskels ist von gewisser Bedeutung, da keine Schnurrhaare vorhanden sind. Von den übrigen Gesichtsmuskeln, mit Ausnahme des M. cervico-auricularis und des M. attrahens aurem und eines M. sphincter oris, welche alle von Wilson (27, p. 6) beschrieben und abgebildet worden sind, haben sich keine differenzirt.

Muskeln des Visceralskelets.

Der M. temporalis (*temp* Fig. 12) erreicht nicht die Sutura sagittalis und bietet im Uebrigen nichts Ungewöhnliches dar.

Der M. masseter (*mass* Fig. 12 u. 13) besteht, wie gewöhnlich, aus 2 Schichten. Die obere entspringt von der äussern Fläche des Arcus zygomaticus durch eine Sehne, die sich bald verbreitert und in

1) Betreffs dieses Muskels sowie auch der Muskelgruppe, welche in Verbindung mit den Ossa marsupialia steht, siehe meine Arbeit: Beiträge zur Anatomie der Marsupialregion bei den Beutelthieren, in: Zool. Jahrb., V. 17, Syst., 1903.

Muskelfasern übergeht, und befestigt sich an dem aboralen Rande des Unterkiefers und dem Processus angularis. Die untere Schicht ist eine kurze und fleischige, entsteht an der vordern Hälfte des Jochbogens und inserirt an der Fossa masseterica des Unterkiefers bis zum Processus condyloideus.

Der M. biventer s. digastricus maxillae besteht aus zwei völlig getrennten Theilen. Der hintere Theil (*bi. II* Fig. 13) geht durch eine dünne Sehne vom Processus mastoideus aus, bildet eine breite, aber dünne Muskelscheibe, mit dem gegenseitigen durch eine schmale Raphe zusammenhängend, und inserirt am Os hyoideum. Durch einen kleinen Zwischenraum wird er vom vordern völlig getrennt. Dieser (*bi. I*) vereinigt sich durch einen Sehnenstreifen mit dem entsprechenden der andern Seite, wie gewöhnlich, den M. mylohyoideus überlagernd, und steht im hintern Theil mit dem Zungenbein in Verbindung. Bei mehreren Thieren, wie *Myrmecobius*, *Phascologale*, einigen Nagern und andern, sind nach Leche (14, p. 693 f.) die vordern Bäuche mehr oder weniger mit einander verbunden; ganz eigenartig ist die Vereinigung der hintern. Der Muskel bei *Notoryctes* hat sich wahrscheinlich aus einem zweibäuchigen mit starker Zwischensehne und mit dem Os hyoideum vereinigten M. biventer entwickelt. Wenn diese Sehne sich verlängerte und danach in eine vordere und eine hintere Partie theilte, wobei die hintern Bäuche, um eine festere Stütze zu gewinnen, ein wenig mit einander zusammenflössen, so würde der Muskel das Aussehen wie bei *Notoryctes* bekommen.

Der M. stylohyoideus fehlt.

Der M. mylohyoideus (*ml*) steht mit seinem hintern Theil mit dem Zungenbein in Verbindung; in dem vordern vereinigen sich die Fasern unter einem spitzen Winkel durch einen bindegewebigen Streifen, erreichen aber nicht die Symphyse, ähnlich wie bei *Myrmecobius* und *Phascologale* (14, p. 698).

Von den Hals- und Rückenmuskeln habe ich nur folgende zu beschreiben.

Der M. splenius entspringt von dem Dornfortsatz des 1. Thorakalwirbels, den Processus spinosi der mit einander verwachsenen 2. bis 6. Cervicalwirbel und dem Ligamentum nuchae und befestigt sich sehnig an der Crista occipitalis. Der Ursprung ist kürzer als bei *Didelphys*, *Myrmecobius* und *Phascolarctos* (14, p. 737), bei welchen er sich bis zum 4. resp. 5. Brustwirbel erstreckt. Da die Processus transversi der Halswirbel verkümmert sind, steht der Muskel in keiner

Beziehung zu diesen, sondern ist einheitlich wie bei *Didelphys* und *Myrmecobius*, d. h. er inserirt nur an der Crista occipitalis; bei *Phascolarctos* tritt ein M. splenius cervicis auf (14, p. 737).

Der M. trachelo-mastoideus verhält sich eigenthümlich hinsichtlich seines Ursprungs, indem er von den 3 ersten Rippen und den Processus transversi der 3 vordersten Brustwirbel ausgeht, nicht wie gewöhnlich von den Bogen. Er ist folglich ein wenig lateralwärts gewandert; seine Länge scheint im Vergleich mit dem Verhalten bei einigen andern Beutlern reducirt worden zu sein, wo er auch von den Querfortsätzen einiger Brustwirbel und den Zygapophysen der 5 hintern Halswirbel entspringt (14, p. 737).

M. longissimus dorsi. Von den verschiedenen Portionen dieses Muskels hat der Ursprungstheil eine starke Entwicklung genommen. Er geht mit mehreren Zacken von der 2. bis zur 10. Rippe aus und befestigt sich an dem Ligamentum nuchae, kopfwärts von dem Dornfortsatz der vereinigten 2.—6. Halswirbel, und an den Processus spinosi der 11 vordersten Brustwirbel.

Der M. biventer cervicis und der M. complexus sind wie bei *Myrmecobius* mit einander verwachsen; bei *Didelphys* sind sie getrennt. Sie entspringen von den Processus transversi der Hals- und einiger der vordersten Brustwirbel. Insertion an dem Os occipitis. Wie bei *Didelphys* fehlen auch bei *Notoryctes* Inscriptiones tendineae, welche *Myrmecobius* zukommen (13, p. 144).

Die Muskeln der hintern Extremität.

Der M. sartorius (*sart* Fig. 14) geht besonders stark und fleischig von der ventralen Fläche und dem lateralen Rande des Os marsupiale aus, dabei grössten Theils den M. pectineus deckend; in der distalen Hälfte auf der dorsalen Seite wird er von dem N. cruralis innervirt. In dem letzten Drittel verbindet er sich mit dem M. gracilis und befestigt sich, mit diesem verwachsen, an der Crista tibiae. Wie bei *Echidna* nach Westling (26, p. 34) verläuft der N. saphenus major (*sph*) nicht unter dem M. sartorius, sondern nahe der Patella, distalwärts von der Insertion. Der Ursprung weicht sowohl von dem Verhalten bei den Marsupialia — Spina ilei anterior superior — ab, als auch von dem bei den Monotremen — Os pubis in der Nähe des Processus ileopectineus (12, p. 87). Bei dem durch eine gleichartige Lebensweise gekennzeichneten *Chlamydophorus truncatus* fehlt der M. sartorius nach Burne (1, p. 113), sowie auch bei *Chrysochloris* (17, p. 31).

Der M. gracilis (*gr*) entspringt vom Os pubis, neben der Symphyse, dieselbe und einen Theil des Knochens frei lassend, und vom Ramus horizontalis pubis. Steht nicht wie bei *Myrmecobius* (13, p. 147) und bei einigen andern Beutlern (3, p. 39) in Connex mit dem Os marsupiale. Insertion mit dem M. sartorius gemeinsam.

M. gracilis accessorius wie bei den übrigen Beutelthieren (14, p. 864) nicht vorhanden.

Der M. pectineus (*pect*) entsteht am Beutelknochen, wird vom M. sartorius und, nahe dem Ansatz von den Mm. adductores brevis und magnus und dem M. vastus internus bedeckt.

Mm. adductores femoris sind 3 vorhanden. Der vordere von diesen oder der M. adductor longus (*addl*) erstreckt sich von dem Os pubis, lateralwärts von der Symphyse und befestigt sich am Femur medial- und dorsalwärts von dem vorhergehenden Muskel. Der übrige Theil oder der M. adductor brevis und der M. adductor magnus (*addbrm*) geht einheitlich von dem Ramus descendens pubis und dem Ramus ascendens ischii beinahe nach dem Tuber ischii aus und wird von demselben Aste des N. obturatorius versorgt, welcher den M. adductor longus durchbohrt. Der M. adductor brevis endet an dem vordern Rande der Patella, der M. adductor magnus an der Crista tibiae. Die eigenthümliche Befestigung deutet auf eine theilweise veränderte und complicirte Function: der M. adductor longus adducirt den Oberschenkel, der M. adductor brevis streckt den Unterschenkel und sucht, in Verbindung mit dem M. adductor magnus, ihn zu adduciren.

Der M. semimembranosus (*membr*) verhält sich hinsichtlich des Ursprungs wie bei *Centetes* nach Leche (12, p. 93), indem er am hintersten Theile des Ramus ascendens ischii ventralwärts von dem M. semitendinosus entsteht. Er wird an dem vordern Rande von dem M. adductor magnus und ausserdem von dem M. sartorius und dem M. gracilis überlagert und befestigt sich an der medialen Fläche der Crista tibiae, proximal von dem M. semitendinosus.

Der M. praesemimembranosus entspringt wie bei *Centetes* (12, p. 93) kopfwärts vom vorhergehenden Muskel, liegt dorsal von dem M. adductor magnus und dem M. semimembranosus, mit welch letzterm er nahe dem Ansatz verwächst, um mit ihm gemeinsam zu inseriren. Von Interesse ist, dass er am Ursprung und in dem mittlern Theil mit dem M. adductor magnus verbunden ist; eine Vereinigung zwischen diesen beiden Muskeln hat Leche (12, p. 94 f., und 14, p. 878) bei mehreren Säugethierordnungen nachgewiesen, welche sich

bisweilen so weit erstreckt, dass sie mit einander wie bei *Hylobates leuciscus* und dem Menschen ganz verschmelzen.

Der M. semitendinosus (*tend* Fig. 15) nimmt seinen Ursprung von dem Tuber ischii und dem caudalen Theil des ventralen Fortsatzes der verwachsenen Metapophysen der Sacralwirbel, dorsalwärts von dem M. semimembranosus und distal vom M. biceps cruris. Eine Partie, von den Schwanzwirbeln ausgehend, wie bei *Didelphys* (14, p. 873), *Chironectes* (21, p. 14) und mehreren Insectivoren (12, p. 91 u. 92) tritt nicht auf. Der Muskel liegt zuerst auf der lateralen Fläche des Oberschenkels, windet sich nachher um dessen hintern Rand und heftet sich an die mediale Seite der Crista tibiae an, von den Mm. gracilis et sartorius überlagert.

Der M. tensor fasciae latae (*tfl*) ist ein kräftiger, selbständiger Muskel, an der Crista ilei und der Metapophysenscheibe des Sacrums entstehend, und befestigt sich in Vereinigung mit dem M. vastus externus an der Patella. Er ist bei *Echidna* nach Westling (26, p. 31) nicht vorhanden, bei *Thylacinus* und *Cuscus* nach Cunningham (3, p. 32) und bei *Chironectes* nach Sidebotham (21, p. 13) mit dem M. glutaeus maximus und dem M. femoro-coccygeus verwachsen, kann aber bisweilen nach Leche (12, p. 67) wie bei *Tupaia* von diesen gänzlich getrennt vorkommen. Bei *Chrysochloris* fehlt er (17, p. 31).

Der M. glutaeus maximus (*glmx*) verhält sich wie bei *Chironectes* (21, p. 13), eine dünne, dreieckige Muskelscheibe bildend, scheint aber oft bei den Beutelthieren sehr dick und mehrschichtig aufzutreten, wie z. B. bei *Myrmecobius* (13, p. 146), *Thylacinus* (3, p. 33) u. a. Er geht von der ventralen Fläche der vereinigten Metapophysen der Sacralwirbel aus und erstreckt sich zum distalen Theil des Trochanter major.

Der M. femoro-coccygeus (*fmc*) ist nicht mit den zwei vorhergehenden Muskeln verwachsen, wie dies oft bei den Säugern der Fall ist (14, p. 847 f.). Der Muskel besteht aus 2 Schichten, welche einheitlich entspringen. Die vordere und kürzere inserirt an der Crista auf der lateralen Seite der Patella, die caudale und längere an der Furche, welche distalwärts von genannter Crista liegt. Eine Befestigung an der Patella findet sich nach Windle u. Parsons (28, p. 157) bei den *Felidae* wieder.

Der M. biceps cruris (*bic*) entsteht einköpfig, wie bei den Monotremen und gewöhnlich bei den Marsupialiern, am Tuber ischii und an der ventralen Fläche der vereinigten Metapophysen des Sacrums; bisweilen kommt in der letztgenannten Ordnung ein zweiter Kopf vor

(14, p. 880). Insertion: Caput tibiae, bei *Chlamydophorus* dagegen an der Fibula und der Fascie des Unterschenkels (1, p. 113).

Der M. tenuissimus (*ten*) liegt am Ursprung zwischen dem vorhergehenden Muskel und dem M. semitendinosus, mit beiden verwachsen, überlagert den N. ischiadicus und verbreitet sich in die Fascie der lateralen Seite des Unterschenkels. Wird unter den Beutlern bei den *Dasyuridae* und bei *Didelphys* angetroffen (14, p. 882), ist bei *Chrysochloris* nicht vorhanden (17, p. 31).

Der M. caudo-femoralis (*cdfm*) ist ein schmaler, schwacher, von dem Ramus descendens ischii ausgehender Muskelstreifen, von dem N. ischiadicus, dem M. femoro-coccygeus und dem M. biceps cruris überlagert. Inserirt an der Fascie des Unterschenkels, über dem medialen Kopfe des M. gastrocnemius. Ungeachtet der Verschiedenheiten in dem Ursprung und der Insertion darf man den Muskel als dem gleichnamigen der übrigen Säuger homolog ansehen, und zwar wegen der Innervation von dem N. ischiadicus sowie der Lage im Verhältniss zu diesem Nervenstamm und zu den genannten Muskeln.

Der M. glutaeus medius (*glm*) entspringt von der dorsalen Fläche des Ileums und der ventralen Seite der vereinigten Metapophysen und weist in ihrer Mitte eine Scheidelinie wie bei *Tupaia* (12, p. 73) auf, weil die ventralen Fasern einen caudalen, die dorsalen einen schiefen Verlauf nehmen. Insertion: an dem Trochanter major, lateralwärts von dem Ursprung des M. vastus externus.

Der M. glutaeus minimus fehlt.

Der M. extensor cruris bildet eine kräftige Muskelmasse, die in 3 Muskeln zerfällt. Der M. vastus internus (*vnt*) entspringt von der medialen Seite des Oberschenkels vom Trochanter minor, beinahe nach dem Condylus internus femoris, um an der medialen Fläche der Patella zu inseriren, und der M. vastus externus (*vxt*), welcher den vorhergehenden an Grösse übertrifft, von der ganzen Vertiefung in dem Trochanter major. Der M. rectus femoris (*fem*), der schwächste derselben, entsteht an der Spina ilei anterior inferior und befestigt sich, mit den obern Fasern der zwei genannten Partien vereinigt, an dem ventralen Rande der Patella, während die tiefern des M. vastus externus an dem Theil der lateralen Fläche der Patella inseriren, welcher kopfwärts von der dort befindlichen Crista liegt.

Ein M. pyriformis fehlt wie bei *Echidna* (26, p. 32); wird bei Beutelthieren im Allgemeinen angetroffen (14, p. 856).

Der M. quadratus femoris ist ein breiter, flacher Muskel, der, von dem Tuber ischii ausgehend, sich an den Trochanter major anheftet.

Die Mm. gemelli sind beide vorhanden und entspringen von einander getrennt kopfwärts von dem M. quadratus femoris. Der caudale befestigt sich durch eine spitze Sehne, der vordere fleischig am Trochanter major.

Der M. obturator internus kommt als ein kräftiger Muskelbauch aus dem Becken hervor, um unter den vorigen Muskeln zu inseriren.

Der M. obturator externus geht vom medialen und caudalen Umkreis des Foramen obturatum aus und befestigt sich am Trochanter major, vom M. quadratus femoris bedeckt.

Ein M. obturator intermedius hat sich nicht differenzirt, kommt bei den Monotremen vor (26, p. 33) und ist auch bei *Didelphys* (12, p. 80) gefunden.

Der M. peroneus longus (*prl* Fig. 15) entspringt, wie bei Beutelthieren, nach Ruge (19, p. 600) im Allgemeinen mit 2 Köpfen, einem obern und einem untern. Der letztere entsteht in der lateralen Partie der Vertiefung zwischen den beiden Fortsätzen des proximalen Theils der Fibula und mit dem M. soleus (*sol*) verbunden, an den hintern dieser Verlängerungen. Der obere Kopf erreicht nicht das Capitulum fibulae, sondern geht von der lateralen Fläche des Wadenbeins, mit dem M. peroneus brevis (*prbr*) verwachsen, aus, tritt unter dem letztern Muskel hervor und vereinigt sich mit dem untern. Er hat folglich einen mehr distalen Ursprung als bei *Chlamydophorus*, bei welchem er an der Patella und an dem Condylus externus femoris entsteht (1, p. 115). Die Ansatzsehne liegt hinter dem Malleolus externus, unter einem besondern Retinaculum, welches in Verbindung mit der Fibula steht, wird von derjenigen des M. peroneus brevis gekreuzt, geht darauf distalwärts von dem Os cuboideum, um sich am proximalen Ende des Metatarsale 1 zu inseriren. Eine Befestigung an den Metatarsalia 3—5, wie Ruge (19, p. 601) sie bei *Didelphys* und *Dasyurus* beschreibt, ist hier nicht gefunden worden.

Der Muskel wird vom N. peroneus versorgt, wonach der tiefe Stamm dieses Nerven wie bei den übrigen Marsupialiern zwischen die beiden Köpfe des Muskels eindringt (19, p. 605).

Der M. peroneus brevis (*prbr*) geht vom vordern Fortsatz des proximalen Endes der Fibula und von der Vertiefung lateralwärts von demselben aus, sowohl mit dem M. extensor digitorum communis longus als auch mit dem tiefen Kopf des M. peroneus longus vereinigt. Die Endsehne verläuft nicht wie bei den übrigen Beutlern nach Ruge (19, p. 603) hinter dem äussern Knöchel, sondern liegt in einer Furche

in demselben und befestigt sich an dem distalen Rande der plantaren Verbreitung des Metatarsale 5. Eine ähnliche Lage einer Sehne, von einem Muskel ausgehend, welcher zu der Peroneusgruppe gehört, findet sich sonst nur bei den Monotremen wieder, indem bei *Ornithorhynchus* diejenige des M. peroneus longus — ein selbständiger M. peroneus brevis fehlt — über die vordere Fläche der distalen Fibulaepiphyse verläuft (19, p. 594). Der M. peroneus brevis abducirt hier den Fuss und wirkt als Antagonist des M. tibialis posticus.

Der M. extensor brevis digiti 5, M. extensor brevis digitorum 2—4 und M. extensor hallucis brevis fehlen.

Obwohl nach Ruge (19, p. 607) der M. peroneus brevis als ein Differenzirungsproduct des M. extensor brevis digiti 5 anzusehen ist und in Folge dessen der erstere eher als der letztere der Reduction resp. dem Verschwinden anheim fallen würde, glaube ich doch, dass er und nicht der kurze Strecker der 5. Zehe auftritt, weil Ursprung und Verhalten zu angrenzenden Muskeln völlig mit denjenigen des M. peroneus brevis der übrigen Beutelthiere übereinstimmen.

Der M. extensor digitorum communis longus (*exdl*) entsteht am vordern Fibulafortsatz, theilweise mit dem M. peroneus brevis verbunden. Schon an seinem Ursprung ist er in zwei Portionen gespalten, von denen die fibularwärts gelegene die Sehne zu der 5. Zehe abgiebt und die andere sich auf die 2., 3. und 4. Zehe vertheilt.

Der M. extensor hallucis longus (*exhl*) geht, vom vorigen Muskel bedeckt, von dem vordern Rande der Fibula aus. Die Sehne verläuft, wie gewöhnlich, neben derjenigen des M. tibialis anticus, tritt am Tarsus unter derselben hervor (Fig. 14), liegt unter einem Retinaculum, welches sich zwischen dem tibialen Randknochen (*rk*) und dem Naviculare (*nav*) erstreckt, und befestigt sich an der letzten Phalanx der 1. Zehe. Von Wichtigkeit ist, dass, wie ich früher bei mehreren Thieren nachgewiesen habe (2, p. 23), auch bei diesem in mancherlei Hinsicht eigenthümlichen *Notoryctes* ein von dem tibialen Randknochen ausgehendes Retinaculum mit der Sehne des langen Streckers der grossen Zehe in Verbindung steht, wodurch genanntes Knochenstück ein wenig gehoben werden kann.

Der M. tibialis anticus (*tbant*) entspringt am Condylus lateralis tibiae, geht am distalsten Viertel des Schienbeins in eine Sehne über, welche wie diejenige des vorhergehenden Muskels in einer Furche zwischen letzt genanntem Knochen und dem Astragalus liegt und sich am Entocuneiforme befestigt.

Der M. gastrocnemius besitzt 2 Köpfe. Der laterale ist durch die dorsale Verlängerung der Patella von jeder Vereinigung mit dem Femur verdrängt und geht dünn und bindegewebig von dem tiefern Theile der Fascie des M. femoro-coccygeus aus. Er muss jedoch als eine Portion des M. gastrocnemius betrachtet werden, weil zwischen ihn und den medialen Kopf der N. tibialis eindringt; er legt sich dicht an den M. soleus an und vereinigt sich mit dessen Sehne. Der mediale Kopf (*gtc*) ist beträchtlich stärker, entsteht am Condylus medialis femoris und bildet die Tendo Achillis, welche sich an den Tuber calcanei anheftet. Im Allgemeinen scheint bei den Säugern der laterale Kopf der stärkere zu sein (14, p. 895), er kann bisweilen jedoch fehlen, wie bei *Echidna* (26, p. 38), ein Verhalten, das nicht auf eine Verwandtschaft mit *Notoryctes* hindeutet, sondern als eine Convergenzerscheinung angesehen werden muss.

Der M. plantaris ist nicht vorhanden; er tritt nach Cunningham gewöhnlich bei den Beutlern, mit Ausnahme vom Wombat, auf (3, p. 111); er kann bei einigen grabenden Thieren, wie bei *Chlamydophorus* (1, p. 115), kräftig entwickelt sein.

Der M. soleus (*sol*) geht von der lateralen Fläche des hintern Fibulafortsatzes aus, grenzt an den M. peroneus longus und ist mit diesem im proximalen Theil ein wenig verbunden. Da er von der Fibula entspringt, nicht vom Femur, kann er nicht als äusserer Kopf des M. gastrocnemius betrachtet werden, was auch von der Lage seiner Endsehne bestätigt wird, welche sich mit derjenigen des M. gastrocnemius verbindet und seine tiefere Partie bildet.

Der M. flexor fibularis liegt unter dem vorigen Muskel, entspringt von der lateralen Fläche des hintern Fortsatzes der Fibula und von den zwei proximalen Dritteln des hintern Fibularandes und geht in eine Sehne über, welche, von der Tendo Achillis bedeckt, nach der plantaren Seite des Fusses durch die Vertiefung zwischen dem Metatarsale 5 und dem tibialen Randknochen hintritt. Dort spaltet sie sich in 5 Portionen, von denen 4 aus Sehnenfasern bestehen und sich an den letzten Phalangen der Zehen 1—4 befestigen. Die Partie aber, welche sich nach der 5. Zehe wendet, besitzt einen starken Muskelbauch, von einer Verknöcherung der ungetheilten Sehne ausgehend, welcher unter der plantaren Verlängerung des Metatarsale 5 liegt. Diese Zehe scheint folglich kräftiger als die übrigen gebogen werden zu können. Eine ähnliche Verknöcherung in dem entsprechenden Muskel wird bei *Chrysochloris* von Dobson beschrieben (4, p. 122).

Der M. flexor tibialis (*fltb*) entsteht durch einen starken Kopf von der äussersten Spitze des hintern Fibulafortsatzes und durch einen schwächern von dem Caput tibiae und wird von dem M. gastrocnemius bedeckt. Distalwärts tritt er sehnig auf der tibialen Seite dieses Muskels hervor und befestigt sich auf dem tibialen Randknochen auf dessen dorsaler Fläche. Die Insertion dieses Muskels scheint bei den Beutlern sehr zu variiren (14, p. 902). Die Wanderung des Ansatzes nach der dorsalen Seite wird durch die Stellung des Fusses erklärlich: die dorsale Fläche ist medialwärts und die plantare lateralwärts gerichtet. Der Muskel muss als ein Beuger fungiren und führt den ganzen Fuss rückwärts, da der tibiale Randknochen in der gemeinsamen Haut des Mittelfusses eingeschlossen liegt. Bei mehreren Insectivoren inserirt nach Dobson [4, p. 86 (d) u. 156] der M. flexor tibialis an den Hallux, wie bei *Microgale* und *Myogale pyrenaica*, bei *Notoryctes* aber ist er noch mehr tibialwärts gewandert, indem er nach dem Randknochen resp. dessen dorsaler Fläche übergegangen ist. Eine Insertion am tibialen Randknochen wird nach Leche aber an der plantaren Seite bei mehreren Edentaten wiedergefunden (14, p. 903).

Der M. tibialis posticus (*tbp*), schwach, wie im Allgemeinen bei den Beutlern (14, p. 902), entspringt von der medialwärts gerichteten Fläche der Tibia und wird vom M. flexor tibialis bedeckt. Am distalen Ende des Schienbeins tritt die Ansatzsehne des Muskels tibialwärts vom vorigen Muskel hervor und inserirt am vordern und innern Rande des Naviculare, aber an dessen dorsaler Seite. Der Ansatz ist von der plantaren nach der dorsalen Seite gewandert, wodurch der Muskel hauptsächlich als ein Adductor wirkt. Bei mehreren Säugethierordnungen kann sich der M. tibialis posticus auf dem tibialen Randknochen befestigen (2, p. 16 f.), bei *Notoryctes* ist er am Naviculare stehen geblieben, jedoch an der Streckseite des Fusses.

Der M. popliteus fehlt; kommt bei *Chrysochloris* vor (4, p. 122).

Der M. pronator tibiae s. M. peroneo-tibialis geht von dem innern Rande des vordern Fibulafortsatzes, der Membrana interossea und dem nach der Tibia gewandten Rande der Fibula ab. Der Muskel ist lang, jedoch nicht stark und heftet sich an einer feinen Leiste in der Mitte der breiten Fläche der Tibia an, welche nach dem Wadenbein gewandt ist. Ohne Zweifel kann er den letzt genannten Knochen nicht an die Tibia ziehen, da die beiden Unterschenkelknochen in ihrem distalen Theil durch ein starkes Ligament mit einander verbunden sind.

Der M. flexor digitorum communis brevis entspringt von der plantaren Fläche des tibialen Randknochens — ein vom gewöhnlichen Verhalten ganz abweichender Ursprung — und besteht nur aus Sehnenfasern, welche sich in 2 Streifen vertheilen. Von diesen verbindet sich der eine mit der Sehne des M. flexor fibularis, welche sich zu der 2. Zehe streckt, und der andere inserirt an der 2. Phalanx der 3. Zehe, lateralwärts von der Sehne des genannten Muskels, ohne mit ihr in eine Vereinigung zu treten. Der Muskel ist also sehr verkümmert und hat seine Aufgabe, wie ein M. perforatus zu wirken, völlig verloren.

Der M. flexor accessorius s. M. caro quadrata Sylvii fehlt, wie gewöhnlich, bei den Beutlern (14, p. 904).

Von den „intrinsic muscles" besitzt *Notoryctes* nur 2, nämlich den M. adductor hallucis und den M. abductor hallucis.

Sie sind betreffs der Anzahl mehr reducirt als bei *Chrysochloris*, welche die Mm. flexores digitorum breves für die 3 mittlern Zehen, 2 Mm. lumbricales und einen M. abductor ossis metatarsi minimi digiti besitzt, und bei *Condylura*, wo nur die Mm. flexores digitorum breves für die 2. und die 3. Zehe vorhanden sind (4, p. 123 u. 171).

Der M. abductor hallucis entsteht am tibialen Randknochen und inserirt am distalen Ende des 1. Metatarsale.

Der M. adductor hallucis entspringt von der tief liegenden Fascie über dem Naviculare und Entocuneiforme und befestigt sich am Metatarsale 1, dem vorigen Muskel gegenüber.

Im Vergleich mit dem Verhalten in der vordern Extremität ist die Reduction der „intrinsic muscles" in der hintern weiter gegangen, denn in der Hand kommen nach Wilson (27, p. 62) der M. abductor pollicis brevis, der M. flexor pollicis brevis und der M. flexor indicis brevis vor.

Die Muskeln des Schwanzes.

Unter den eigenartigen Merkmalen, die *Notoryctes typhlops* charakterisiren, ist auch die Beschaffenheit des Schwanzes, welcher, als einem grabenden Thier angehörend, von ansehnlicher Grösse ist. Die Länge beträgt beinahe ein Drittel des Körpers, indem sie 34 mm erreicht und das Thier selbst 110 mm. Ein Theil desselben ist unter die Körperhaut eingezogen, die dorsale Bedeckung des Rectums bildend, welches in die dem 6. Schwanzwirbel gegenüber liegende Kloake einmündet. Diese nimmt eine ungewöhnliche caudale Lage ein, denn das Tuber ischii liegt an dem 1. Schwanzwirbel. Vielleicht wird die Länge

des Schwanzes durch die Aufgabe, dem Enddarm als Schutz zu dienen, erklärlich.

Der M. levator caudae externus (*lcxt*) ist wie alle übrigen Schwanzmuskeln stark und fleischig. Er geht von der Spitze der vereinigten Sacralmetapophysen, der innern Fläche des ventralen Canals des Beckens und zuletzt von den Processus transversi der 4 ersten Schwanzwirbel aus und befestigt sich theils fleischig, theils durch kurze Sehnen an den Metapophysen der 9 ersten Caudalwirbel, wobei einige die Furchen und Canäle durchlaufen, welche von den genannten Fortsätzen und den Processus transversi gebildet werden. Wahrscheinlich kann der Muskel den Schwanz kräftig bewegen und erinnert wie die übrigen Schwanzmuskeln wegen seiner Entwicklung und besonders wegen des Vorkommens starker Muskelbäuche an das Verhalten bei *Gymnura* und *Potamogale* (4, p. 28 u. 102).

Der M. levator caudae internus ist, wie gewöhnlich, schwächer als der vorhergehende (14, p. 750). Liegt medialwärts von demselben und entspringt von dem letzten Sacralwirbel, der innern Fläche des dorsalen Canals des Beckens und den Processus spinosi der 4 ersten Schwanzwirbel, um sich an den Metapophysen der 10 vordersten Caudalwirbel zu befestigen.

Mm. intertransversarii caudae (*intt*) sind 4 auf jeder Seite vorhanden. Der vorderste zieht von dem Processus transversus des 2. nach dem gleichnamigen Fortsatz des 4. Caudalwirbels, und jeder der 3 folgenden liegt zwischen dem Querfortsatz eines Wirbels und demjenigen eines folgenden bis zu dem 7. Wirbel. Sind ganz fleischig.

Der M. ischio-coccygeus entspringt vom hintersten Theil des Ramus ascendens ischii und vom Tuber ischii und inserirt am Processus transversus des 7. Schwanzwirbels. Er hat am Ursprung eine kleinere Ausdehnung als bei *Chrysochloris*, ist aber wie bei diesem Thier von besonderer Grösse (12, p. 100).

Der M. infracoccygeus (*infrcc*) und M. sacrococcygeus (*scrcc*) sind mit einander innig verbunden, der erstere bildet die mediale und der letztere die laterale Partie der Muskelmasse der ventralen Schwanzfläche. Beide gehen neben einander vom Os sacrum aus, befestigen sich aber getrennt, wobei der M. infracoccygeus mittels langer Sehnen an den Chevron bones von dem 5. Schwanzwirbel inserirt und der M. sacrococcygeus an den Processus transversi derselben Wirbel.

Der M. pubo-coccygeus entsteht am Ramus descendens pubis, ist überall fleischig und befestigt sich an dem 2. und 3. Schwanzwirbel.

Der M. ileo-coccygeus geht vom Ileum aus und inserirt durch lange Sehnen an denselben Wirbeln wie der vorhergehende Muskel theilweise von ihm bedeckt.

Verdauungsorgane.

Von den Speicheldrüsen sind, wie Stirling (22, p. 183) erwähnt und wie aus Fig. 12 ersichtlich ist, die Glandula parotis (*par*) und die Glandula submaxillaris (*sbm*) von gleicher Grösse. Eine besondere Glandula accessoria hat sich nicht differenzirt. Dem Rande der Unterlippe nahe liegen die entwickelten Glandulae buccales (*bucc*); tiefer als diese dorsalwärts von dem M. mylohyoideus findet sich die Glandula sublingualis, welche sich von dem Processus angularis des Unterkiefers beinahe bis nach der Symphyse erstreckt. Sie wird in der Mitte der Mandibula vom N. lingualis gekreuzt, woraus hervorgeht, dass die hintere Partie, die Glandula retrolingualis, ein wenig grösser als die vordere, die eigentliche Glandula sublingualis, ist.

Die Zunge zeigt bei *Notoryctes* grosse Uebereinstimmung mit derjenigen bei *Phascologale flavipes* und *Dasyurus viverrinus*. Das allgemeine Aussehen ist bei allen drei Thieren dasselbe: langgestreckt mit abgerundeter Spitze, der papilläre Theil von dem nicht papillären scharf abgesetzt. Auf der obern Fläche und den Seitenrändern breiten sich die Papillae coronatae aus, unter denen die Papillae fungiformes verstreut sind. Wie bei den übrigen Beutelthieren treten nahe der Zungenbasis die Papillae filiformes auf, die Papillae circumvallatae umgebend, von denen *Notoryctes* nur 2 besitzt, die hintere fehlt. Dies muss bei den Beutlern als etwas Ungewöhnliches angesehen werden, denn Poulton (18, p. 610) hat bei den von ihm untersuchten Marsupialiern immer 3 gefunden. Eine Unterzunge kommt wie bei Beutlern im Allgemeinen nach Gegenbaur (8, p. 443) vor, ist aber weniger entwickelt als bei *Dasyurus* und *Phascologale*.

Der Magen ist, wie Stirling (23, p. 289) ihn beschrieben und abgebildet hat, von einer rundlichen Sackform; die Cardiaöffnung hat sich derjenigen des Pylorus genähert, wodurch die kleine Curvatura eine sehr geringe Ausdehnung im Verhältniss zu der grossen bekommt. Der Magen zeigt bei *Notoryctes* eine grosse Aehnlichkeit mit demjenigen bei *Dasyurus viverrinus* und *Phascologale calura*, und zwar hinsichtlich der Form, der Vertheilung der Musculatur, welche an der Curvatura minor am dicksten, an der Curvatura major am dünnsten ist, und der im Aeussern scharfen Begrenzung des Darmes an der Pylorusregion.

Der Darmcanal bietet ein sehr einfaches Verhalten durch das Fehlen einer Cöcumbildung dar, ganz wie bei den *Dasyuridae* (14, p. 1090), was Stirling (23, p. 289) angegeben hat. Der Darm erreicht eine Länge von 27 cm, von denen 17 cm auf den Dünndarm, 10 cm auf den Dickdarm kommen. Da die Länge des Thieres von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzwurzel 9,7 cm beträgt, so ergiebt sich, dass die Körperlänge sich zu der Länge des Darmcanals wie 1 : 2,783 verhält oder, mit andern Worten, dass letzterer sehr kurz ist, denn der Darm ist, um einen Vergleich anzustellen, bei *Echidna* 7,8, bei *Manis* 5,6, bei *Talpa* 8 und bei *Erinaceus* 6,6mal so lang wie der Körper. In fraglicher Hinsicht nähert sich *Notoryctes Crossopus fodiens* und *Vesperugo noctula*, bei denen diese Verhältnisse durch 1 : 3 resp. 1 : 2 ausgedrückt werden (14, p. 1071 u. 1072).

Die Leber von *Notoryctes* ist sehr einfach gebaut: in zwei gleich grosse Segmente getheilt (Fig. 16). Bei *Dasyurus viverrinus* (Fig. 17) und *Phascologale calura* ist der rechte centrale Lobus völlig von dem rechten lateralen getrennt. Eine tiefe Fissura cystica tritt bei diesen beiden Beutlern auf, den rechten centralen Lappen in zwei gleich grosse Theile zerklüftend, wobei die Gallenblase bei *Dasyurus* an die oberflächliche Fläche hervortritt, bei *Phascologale* nicht. Bei *Notoryctes* liegt die Vesica fellea am medialen Rande des rechten Lebersegments, folglich fehlt ihm eine mit derjenigen homologe Partie, welche sich bei den beiden andern genannten Marsupialiern im rechten centralen Lobus medialwärts von der Fissura cystica befindet. Bei diesen drei Beutelthieren ist der Lobus Spigelii wenig markirt und der Lobus caudatus distalwärts gefurcht, um die rechte Niere gabelförmig zu umfassen.

Das Pankreas ist, wie im Allgemeinen bei dieser Ordnung, sehr gross (14, p. 1108) und reicht vom Duodenum bis zur Milz. Der Ductus pancreaticus verbindet sich mit dem Ductus choledochus und mündet 2 mm von dem Pylorus in das Duodenum.

Der Kehlkopf weist nichts Eigenthümliches auf, er stimmt durch die abgerundete Epiglottis, die entwickelten Plicae ary-epiglotticae und das Fehlen eines Taschenbandes mit dem Verhalten bei *Dasyurus* und *Phascologale* überein. Wie bei diesen sind auch bei *Notoryctes* die Knorpelringe der Luftröhre an der Dorsalseite unvollständig.

Die Lungen. Was diese angeht, so haben sie bei *Notoryctes* dieselbe Form wie bei *Dasyurus* und *Phascologale*. Die linke besteht

aus 2 nur wenig von einander getrennten Lappen; die rechte ist bei *Notoryctes* aus 3 Lobi zusammengesetzt; bei den beiden andern besitzt die rechte Lunge 4 Lappen, von denen die 2 obersten deutlich dem Lobus bei *Notoryctes* entsprechen, welcher die Lungenspitze bildet.

Das Herz und die grossen Gefässstämme verhalten sich wie gewöhnlich; die Arteria anonyma zerfällt (Fig. C) in 3 Aeste, die A. subclavia dextra, A. carotis dextra und A. carotis sinistra, bei *Dasyurus* entsendet sie zuerst die A. subclavia dextra, und von einem gemeinsamen Stamm gehen die beiden Aa. carotis dextra et sinistra aus (Fig. D).

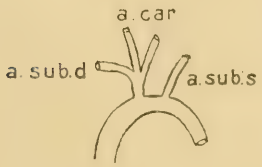


Fig. C. *Notoryctes*. 2 : 1.

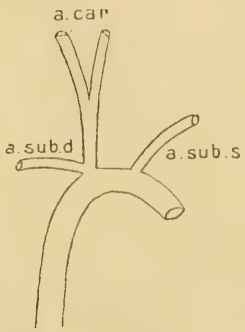


Fig. D. *Dasyurus*. 1 : 1.

Die Glandula thyreoidea. Der Isthmus wird nur durch einen bindegewebigen Strang vertreten. Die gelappten Seitentheile nähern sich mit den obern Enden dem Schildknorpel, mit den untern liegen sie der Crista des Prästernums gegenüber.

Die Glandula thymus überragt die Thoraxapertur weit; dieser Theil muss, da er die Clavicula überschreitet, als eine Cervicalportion angesehen werden. Er bedeckt medialwärts eine kleine Partie der Schilddrüse und weist einen lappigen Bau auf, steht in breitem, directem Connex mit der im Thorax liegenden Masse, welche sich nach der 3. Rippe erstreckt. Während die Thymus im Allgemeinen bei den Marsupialiern (14, p. 1164) kopfwärts nur die 1. Rippe erreicht — bei einem jungen *Trichosurus* hat man beobachtet, dass sie weiter nach vorn liegt —, ist sie bei *Notoryctes* dem Kopf näher gerückt und zeigt ausserdem nicht die verticale Theilung, welche bei dieser Ordnung für sie charakteristisch ist, sondern stimmt mehr mit dem Verhalten bei *Echidna* überein, wo die Drüse in die Halsregion fortgesetzt und nicht in eine cervicale und eine thorakale Portion gespalten ist (14, p. 1164).

Die Glandula carotica liegt unmittelbar kopfwärts von der Bifurcation der Arteria carotis communis, ein wenig ventral- und lateralwärts von derselben. Sie besteht aus zwei ovalen Theilen, einem medialen und einem lateralen, durch eine schmale Brücke mit einander verbunden. Eine Spaltung der Drüse wird auch bei *Lutra* gefunden und kann bisweilen beim Schaf und beim Kalb vorkommen (14, p. 1155).

Ergebnisse.

Von den wichtigern Convergenzerscheinungen zwischen *Notoryctes* und *Chrysochloris* mögen besonders hervorgehoben werden:

I. Der äussere Habitus im Allgemeinen.
- Das Metallschimmern des Pelzes [1]).
- Das Vorkommen eines Nasenschildes.
- Die Lage der Augen unter der Haut.
- Das Fehlen der Ohrmuscheln.
- Das Fehlen der Schnurrhaare.
- Die Richtung der Hand und des Fusses [1]).
- Die eigenartige Lage mehrerer Finger und Zehen [1]).

II. Uebereinstimmungen betreffs des Skelets.

Im Schädel:
- Das Fehlen der Processus paroccipitales.
- Die Lage der Condyli occipitales.
- Das zeitige Verwachsen der Schädelknochen.
- Die ungewöhnliche Breite der Orbitalregion.
- Das Fehlen der Processus postorbitales.
- Die starke Entwicklung der Bulla ossea.
- Die conische Gestalt des Craniums.

In der Wirbelsäule:
- Die geringe Entwicklung der Alae atlantis.
- Die geringe Entwicklung der Zygapophysen der Thorakalwirbel.
- Das Fehlen der Anapophysen der Thorakal- und Lumbalwirbel.

Im Brustkasten:
- Das Vorkommen einer Crista auf dem Prästernum.
- Die kräftige Ausbildung der 1. Rippe.

In den Extremitätenknochen:
- Die Form der Scapula.

1) Durch diese Kennzeichen sondern sich *Notoryctes* und *Chrysochloris* von den übrigen Säugern ab.

Das Vorkommen einer schlanken Clavicula, die durch ein mesoscapulares Segment mit der Grätenecke verbunden wird.
Die kräftige Entwicklung des Condylus internus humeri.
Die ausgezogene Gestalt des Olecranon ulnae.
Die Lage der Ulna hinter dem Radius in ihrer ganzen Länge.
Der feste Connex zwischen der Tibia und der Fibula (vgl. oben).
Die Umbildung der Hand- und Fussknochen, wobei jedoch Verschiedenheiten vorkommen (siehe oben).

III. Uebereinstimmung betreffs der Musculatur.

In derjenigen der vordern Extremität:

Die distale Anheftung des M. latissimus dorsi [1]).
Der M. teres minor fehlt.
Der M. supraspinatus ist kräftiger als der M. infraspinatus.
Der M. supinator longus fehlt.
Der M. palmaris longus fehlt bisweilen bei *Chrysochloris*, ist bei *Notoryctes* nicht angetroffen.
Der M. flexor sublimis digitorum fehlt.
Die Mm. lumbricales fehlen.

In derjenigen der hintern Extremität:

Die kräftige Entwicklung der Muskeln des Oberschenkels.
Die Reduction der Extensorenmuskeln des Fusses.

Wichtige Verschiedenheiten treten jedoch zwischen *Notoryctes* und *Chrysochloris* auf. Viele von diesen mögen als Anpassungen angesehen werden, welche durch eine verschiedene Art des Grabens hervorgerufen worden sind. Unter diesen sind zu erwähnen:

I. Im Skelet:

Notoryctes	*Chrysochloris*
Die 5 mittlern Halswirbel sind	
mit einander verwachsen	frei.
Die Processus spinosi der Thorakalwirbel	
nehmen schwanzwärts an Grösse ab	sind am grössten an den mittlern Wirbeln.
Hypapophysen	
werden angetroffen	fehlen.
Die Metapophysen der Lumbalwirbel	
sind besonders entwickelt	verhalten sich wie gewöhnlich.

---

1) Was die Musculatur von *Chrysochloris* angeht, so stützen sich die Gegenüberstellungen auf die Angaben von Dobson (4, p. 120 f.) und Parsons (17, p. 29 f.).

Notoryctes	*Chrysochloris*
Die Sacralregion	
hat, um als Stütze beim Graben zu dienen, eine besondere Stärke bekommen	bietet nichts Ungewöhnliches dar.
Die Schwanzwirbel sind	
12 und kräftig	8 oder 9 und verkümmert.
Die Symphysis pubis	
ist kurz	fehlt.
Entsprechende Kennzeichen kommen nicht vor	Das Sternum sowie die Knorpelstücke der 5. bis zur 11. Rippe haben ihre Convexität dorsalwärts gerichtet. Dadurch entsteht an der Ventralseite des Brustkastens eine Aushöhlung zur Aufnahme des Vorderarms.
Die sternalen Enden der 2. bis zur 7. Rippe überlagern ventralwärts das Mesosternum	Eine derartige Lage der Rippenenden kommt nicht vor.
Eine knorpelige Mittelpartie in einigen Rippen	
ist vorhanden	fehlt.
Ein dritter Knochen im Vorderarm	
fehlt	ist entwickelt.
II. In der Musculatur.	
„The ischio-tergal slip“ (Wilson)	
ist vorhanden	fehlt.
Der M. brachialis anticus	
ist vorhanden	fehlt.
Der M. extensor minimi digiti	
fehlt	ist vorhanden.
Die „intrinsic muscles“ der Hand	
sind 3	fehlen.
Der M. sartorius	
ist vorhanden	fehlt.
Der M. praesemimembranosus	
verwächst nahe dem Ansatz mit dem M. semimembranosus	ist selbständig.
Der M. tensor fasciae latae	
ist stark und selbständig	fehlt.

Notoryctes	*Chrysochloris*
Der M. tenuissimus	
ist vorhanden	fehlt.
Der M. popliteus	
fehlt	ist vorhanden.
Der M. flexor digitorum communis brevis	
ist verkümmert und wirkt nicht wie ein M. perforatus	wirkt wie ein M. perforatus.
Der M. flexor tibialis und der M. flexor fibularis	
sind frei	sind distalwärts mit einander verwachsen.
Der M. flexor accessorius	
fehlt	ist vorhanden.
Die Mm. lumbricales des Fusses	
fehlen	sind 2.
Die „intrinsic muscles" des Fusses	
sind 2	sind: die Flexormuskeln der 3 mittlern Zehen und der M. abductor ossis metatarsi minimi digiti.

Notoryctes weicht von den übrigen Marsupialiern durch folgende Kennzeichen ab:

1. Die specifischen Eigenthümlichkeiten des Craniums.
2. Das Verwachsen der 2.—6. Cervicalwirbel.
3. Die Sacralwirbel zeichnen sich durch ihre grosse Anzahl, die starke Entwicklung ihrer Fortsätze und durch deren Verwachsen aus.
4. Das Vorkommen einer Crista am Prästernum.
5. Einige Rippen sind in ihrem mittlern Theil knorpelig.
6. Die Symphysis pubis ist relativ sehr kurz.
7. Das Ischium ist mit den Processus transversi der 2 letzten Sacralwirbel verwachsen.
8. Die Patella ist stärker als bei irgend einem andern Beutler.
9. Die Tibia wird durch die Grösse ihrer Crista und den festen Counex mit der Fibula charakterisirt.
10. Die Fibula besitzt ein Foramen im proximalen Theil.
11. Das Ectocuneiforme ist mit dem Cuboideum verwachsen.

12. Von den Muskeln der hintern Extremität weichen folgende in Bezug auf Ursprung oder Insertion vom gewöhnlichen Verhalten bei den Beutlern ab:
    a) M. sartorius,
    b) M. adductor brevis,
    c) M. adductor magnus,
    d) M. femoro-coccygeus,
    e) der laterale Kopf des M. gastrocnemius,
    f) M. caudo-femoralis,
    g) M. flexor tibialis,
    h) M. tibialis posticus,
    i) M. flexor digitorum brevis.
13. Mehrere von den Muskeln der hintern Extremität, welche bei den übrigen Beutlern vorkommen, sind nicht vorhanden, nämlich:
    a) M. pyriformis,
    b) M. obturator intermedius,
    c) M. glutaeus minimus,
    d) M. extensor brevis digiti 5,
    e) M. extensor brevis digitorum 2—4,
    f) M. extensor hallucis brevis,
    g) M. plantaris,
    h) M. popliteus,
    i) alle „intrinsic muscles" mit Ausnahme des M. adductor hallucis und des M. abductor hallucis.
14. Nur 2 Papillae circumvallatae kommen vor.

Obwohl sich *Notoryctes typhlops* durch seine Lebensart als Gräber in mancher Hinsicht in eigenthümlicher Weise differenzirt hat, dürfte er, wie Gadow (7, p. 370) und Winge (29, p. 92) schon nachgewiesen haben, zu der Familie *Dasyuridae* zu rechnen sein, und zwar wegen seiner Uebereinstimmung mit derselben in folgenden Punkten:

1. Das Zahnsystem ist, obwohl reducirt, ein deutlich polyprotodontes.
2. Das Fehlen des Syndactylismus des hintern Fusses.
3. Der Hallux ist nicht opponirbar.

Literaturverzeichniss.

1) Burne, A contribution to the myology and visceral anatomy of Chlamydophorus truncatus, in: Proc. zool. Soc. London, 1901.
2) Carlsson, Untersuchungen über die weichen Theile der sog. überzähligen Strahlen an Hand und Fuss, in: Bih. Svensk. Vet. Acad. Handl., V. 16, Afd. 4, No. 8, Stockholm 1891.
3) Cunningham, Report on some points in the anatomy of the Thylacine, Cuscus and Phascologale, collected during the voyage of H. M. S. Challenger 1873—1876, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., V. 5.
4) Dobson, A monograph of the Insectivora, London 1882.
5) Dollo, Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arbicoles? in: Miscellanées biologiques dédiées au Professeur Alfred Giard à l'occasion du 25. anniversaire de la fondation de la station zoologique de Wimereux, Paris 1899.
6) Flower, An introduction to the osteology of the Mammalia, London 1885.
7) Gadow, On the systematic position of Notoryctes typhlops, in: Proc. zool. Soc. London, 1892.
8) Gegenbaur, Ueber die Unterzunge des Menschen und der Säugethiere, in: Morph. Jahrb., V. 9, Leipzig 1884.
9) Gray, On the bony dorsal shield of the male Tragulus kanchil, in: Proc. zool. Soc. London, 1869.
10) Hoffmann, Reptilien, in: Bronn, Class. Ordn. Thierreich, V. 6, Abth. 3, Leipzig 1890.
11) Howes, On the Mammalian pelvis, with especial reference to the young of Ornithorhynchus anatinus, in: J. Anat. Physiol., V. 27.
12) Leche, Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora, in: Svensk. Acad. Handl., V. 20, No. 4, Stockholm 1883.
13) —, Beiträge zur Anatomie des Myrmecobius fasciatus, in: Verh. biol. Ver. Stockholm, 1891.
14) —, Säugethiere, in: Bronn, Class. Ordn. Thierreich.
15) —, Ueber Notoryctes typhlops, in: Verh. biol. Ver. Stockholm, 1892.
16) Parker, On the structure and development of the skull in the Mammalia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1886.
17) Parsons, On the muscles and joints of the Giant Golden Mole (Chrysochloris trevelyani), in: Proc. zool. Soc. London, 1901.
18) Poulton, On the tongues of Marsupialia, ibid. 1883.

19) Ruge, Untersuchung über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fuss der Säugethiere, in: Morph. Jahrb., V. 4, 1878.
20) —, Zur vergleichenden Anatomie der tiefen Muskeln in der Fusssohle, ibid.
21) Sidebotham, Myology of the Water-Opossum (Chironectes variegatus), in: Proc. zool. Soc. London, 1885.
22) Stirling, Description of a new genus and species of Marsupialia, Notoryctes typhlops, in: Trans. Roy. Soc. South Australia, 1891.
23) —, Further notes on the habits and anatomy of Notoryctes typhlops, ibid. 1891.
24) Thomas, Catalogue of Marsupialia and Monotremata in the British Museum, London 1888.
25) Tornier, Fortbildung und Umbildung des Ellenbogengelenks während der Phylogenesis der einzelnen Säugethiergruppen, in: Morph. Jahrb., V. 12, 1887.
26) Westling, Anatomische Untersuchungen über Echidna, in: Bih. Svensk. Vet. Acad. Handl., V. 15, Afd. 4, No. 3, Stockholm 1889.
27) Wilson, On the myology of Notoryctes typhlops with comparative notes, in: Trans. Roy. Soc. South Australia, 1894.
28) Windle and Parsons, The myology of the terrestrial Carnivora. Part 2. Muscles of the hind-limb and of the trunk, in: Proc. zool. Soc. London, 1898.
29) Winge, Jordfundne og nulevende Pungdyr (Marsupialia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. Med Udsigt over Pungdyrenes Slægtskab, in: E Museo Lundii, V. 2, Kjöbenhavn 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 6 und 7.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

Knochen.

1, *2*, *3*, *4*, *5* der 1., 2., 3., 4. und 5. Finger resp. die 1., 2., 3., 4. und 5. Zehe
ast Os astragalus
bo Bogen des 7. Halswirbels
cal Os calcaneus
ch the chevron bones
cub Os cuboideum
dc dorsaler Canal im Becken
ent Os entocuneiforme
eust Oeffnung der Tuba Eustachii
fla Foramen lacerum anterius
flm „ „ medium
flp „ „ posterius
fo Foramen ovale
fr „ rotundum
ghg Gehörgang
hp Hypapophysen
ila Spina ilei anterior inferior

l Ligament zwischen den beiden Cristae der Scapula
l 4 der 4. Lumbalwirbel
mec 2 Os metacarpale 2
mec 3 „ „ 3
mec 4 „ „ 4
mec 5 „ „ 5
mes „ mesocuneiforme
met 4 „ metatarsale 4
met 5 „ „ 5
mp Metapophysen
mrs Os marsupiale
ms mesoscapulares Segment, die Scapula mit der Clavicula verbindend
mt Os multangulum majus
nav Os naviculare
nk Nasenknorpel
ob Fissura orbitalis inferior
oc Condylus occipitalis
oss Bulla ossea
r Os pisiforme
pta Patella
rc radialer Carpalknochen
rk tibialer Randknochen
tm Trochanter major
tr Processus transversus
uc ulnarer Carpalknochen
vc ventraler Canal im Becken.

Muskeln.

addbrm M. adductor brevis und M. adductor magnus
addl M. adductor longus
bi I vorderer Bauch des M. biventer
bi II hinterer „ „ „ „
bic M. biceps cruris
cdfm M. caudofemoralis
exdl M. extensor digitorum communis longus
exthl M. extensor hallucis longus
fem M. rectus femoris
fltb M. flexor tibialis
fmc M. femoro-coccygeus
glm M. glutaeus medius
glmx M. glutaeus maximus
gr M. gracilis
gtc medialer Kopf des M. gastrocnemius
ilp M. ileopsoas
infrcc M. infracoccygeus
intt Mm. intertransversarii caudae
icxt M. levator caudae externus
lns M. levator alae nasi inferior et superior
mass M. masseter
membr M. semimembranosus
ml M. mylohyoideus
pect M. pectineus
prbr M. peroneus brevis
prl M. peroneus longus
ps M. psoas minor
pyr M. pyramidalis
sart M. sartorius
scrcc M. sacrococcygeus
sol M. soleus
sphr M. sphincter oris
tbant M. tibialis anticus
tbp M. tibialis posticus
temp M. temporalis
ten M. tenuissimus
tend M. semitendinosus
tfl M. tensor fasciae latae
vnt M. vastus internus
vxt M. vastus externus
zgm Mm. zygomatici major et minor.

Nerven.

Bei den Figuren 12, 14 und 15 sind die Nerven gelb dargestellt.

ax N. axillaris
bi Nerv zum M. biceps cruris
C 2 ... C 8 2.... 8. Cervicalnerv
c Hautnerv
cf Nerv zum M. caudo-femoralis
cr N. cruralis
dlt Nerv zum M. deltoideus
ds N. dorsalis scapulae

fcg Nerv zum M. femoro-coccygeus
gl. inf N. glutaeus inferior
gl. sup N. glutaeus superior
L 2 ... *L 4* 2. ... 4. Lumbalnerv
mc N. musculo-cutaneus
md N. medianus
obt N. obturatorius
pr N. peroneus
psm Nerv zum M. praesemimembranosus
pt Nerv zum M. pectoralis
rd N. radialis
S 1 ... *S 6* 1. ... 6. Sacralnerv
sb Nerv zum M. subclavius
sm Nerv zum M. semimembranosus
sph N. saphenus major
sprs N. suprascapularis
sps Nn. subscapulares
sr Nerv zum M. serratus anticus major
tib N. tibialis
tnd Nerv zum M. semitendinosus
tns „ „ „ tenuissimus
tr „ „ „ triceps brachii
trp „ „ „ trapezius
uln N. ulnaris.

---

a. car Arteria carotis
a. sub. d Arteria subclavia dextra
a. sub. s „ „ sinistra
bucc Glandulae buccales
g Gallenblase
lcd Lobus centralis dexter der Leber
lld Lobus lateralis dexter der Leber
ls linkes Segment der Leber
par Glandula parotis
rc Rectum
rs rechtes Segment der Leber
sbm Glandula submaxillaris.

Alle Figuren, mit Ausnahme von Fig. 17, beziehen sich auf *Notoryctes typhlops* und sind in der Vergr. 2 : 1 dargestellt.

Tafel 6.

Fig. 1. Schädel, von der Ventralseite gesehen.
Fig. 2. Foramen magnum mit den Condyli occipitales.
Fig. 3. Schädel, von der Dorsalseite gesehen.
Fig. 4. Skelet von der Lateralseite gesehen; die Extremitäten sind entfernt.
Fig. 5. Hinteres Ende der Sacralregion.
Fig. 6. Becken, von der ventralen Seite.
Fig. 7. Knochen der vordern linken Extremität, laterale Ansicht.
Fig. 8. Knochen der linken Hand, von der Palmarseite.
Fig. 9. Knochen der hintern linken Extremität, laterale Ansicht.
Fig. 10. Knochen des linken Fusses, von der Dorsalseite.

Tafel 7.

Fig. 11. Rechter Fuss, von der Dorsalseite.
Fig. 12. Kopf, von der linken Seite gesehen, die Haut ist abgetragen.
Fig. 13. Muskeln des Unterkiefers.
Fig. 14. Muskeln der medialen Seite der linken hintern Extremität.
Fig. 15. Muskeln der lateralen Seite der linken hintern Extremität.
Fig. 16. Leber, von der obern Seite gesehen.
Fig. 17. *Dasyurus viverrinus.* Leber, von der obern Seite gesehen. 1 : 1.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Zur innern Metamorphose des Centralnervensystems der Insecten.

Von

Victor Bauer.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Freiburg i. B.)

Hierzu Tafel 8 und 7 Abbildungen im Text.

Inhalt.

Einleitung.
Methoden.
Historisches.
Specieller Theil.
1. Entstehung von Ganglien aus „Bildungsherden".
2. Entstehung von Ganglienzellen aus Neuroblasten.
3. Entstehung von Bindegewebe und Tracheen in neugebildeten Ganglien.
4. Zerfall larvaler Ganglienzellen.
5. Zerfall von Bindegewebe und Tracheen larvaler Ganglien.
Zusammenfassung.
Allgemeines.

Einleitung.

Es muss auffallen, dass in den zahlreichen Arbeiten, welche die innern Vorgänge bei der Metamorphose der Insecten zum Gegenstand haben, Angaben über histologische Veränderungen des Nervensystems äusserst spärlich sind. Der Hauptgrund für diese Erscheinung liegt wohl in der Lückenhaftigkeit unserer Kenntniss vom feinern Bau der nervösen Organe bei dieser Ordnung überhaupt, welche ihrerseits wieder durch die Schwierigkeiten der Methodik bedingt sein mag. Weismann war der Erste, welcher sein Augenmerk auf den erwähnten Gegenstand richtete (1864), und auf seine Veranlassung wurde auch die vorliegende Arbeit in Angriff genommen. Sie betrifft nur Veränderungen am Centralorgan, und zwar wurden besonders berücksichtigt die Centren für Augen, Antennen, Mundwerkzeuge sowie die sog. „gestielten Körper" (Leydig) im Oberschlundganglion.

Auf die Veränderungen am peripheren Nervensystem beabsichtige ich in einer spätern Untersuchung einzugehen.

Es handelt sich darum, nachzuweisen, ob postembryonale Entwicklung des Centralnervensystems der Insecten überhaupt vorkommt und wenn, ob dieselbe continuirlich oder irgendwie modificirt ist. Wir werden zu diesem Zweck die Frage aufwerfen müssen, welche verschiedenen Entwicklungsformen überhaupt möglich sind, genauer gesagt, welche bei den andern Organen vorkommen.

Neben der ununterbrochenen Entwicklung, wie wir sie z. B. für das Herz annehmen, findet sich häufig das Vorkommen sog. „Imaginalscheiben": Bestimmte Organe, welche erst am Ende der Entwicklung zur Function gelangen, behalten lange Zeit die Form ruhender Bildungsherde bei, um sich im gegebenen Augenblick plötzlich sehr lebhaft zu entwickeln. Ich will diese zweite Form der Entwicklung, welche z. B. für die Complexaugen, Flügel, Begattungsorgane charakteristisch ist, als „sprunghafte" bezeichnen.

Ausser diesen neuschaffenden Entwicklungsvorgängen müssen wir ferner zerstörende, „histolytische" Veränderungen in Betracht ziehen. Mit der Ausbildung provisorischer Larvenorgane, die sich bei allen höher entwickelten Formen finden, hängt bekanntlich die Resorption gewisser Theile mit nur provisorischer Bedeutung zusammen. Dieser als „Histolyse" bezeichnete Vorgang findet sich nur bei den metabolen Insecten und muss daher an diesen studirt werden, während zum Studium der sprunghaften Entwicklung ebensowohl metabole wie ametabole Formen heranzuziehen sind.

Aus dieser Betrachtung ergiebt sich uns folgende Fragestellung:

1) Ist die Entwicklung des Centralnervensystems der Insecten mit dem Verlassen des Eies abgeschlossen, oder findet sich eine postembryonale Entwicklung?

Ist diese postembryonale Entwicklung continuirlich, oder kann sie auch sprunghaft (mit Imaginalscheiben) sein?

2) Finden sich bei den metabolen Formen histolytische Veränderungen, und in welchem Zusammenhang stehen dieselben zur Histogenese?

Die Arbeit zerfällt dem entsprechend in zwei gesonderte Abschnitte, und zwar soll zunächst die Entwicklung imaginaler, an zweiter Stelle der Zerfall larvaler Theile abgehandelt werden.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrath Weismann für die freundliche Anleitung bei vorliegender Arbeit meinen innigsten Dank auszudrücken.

Zu herzlichem Dank verpflichtet bin ich ferner meinem Lehrer und Freund Herrn Dr. Petrunkewitsch, der mit unermüdlichem Interesse den Fortgang meiner Arbeit verfolgt hat und dem ich auch einen grossen Theil des Materials verdanke.

Methoden.

Bekanntlich ist zum Studium der Insectengewebe ein Fixirungsmittel erforderlich, welches das Chitin leicht durchdringt. Aus diesem Grunde erwiesen sich die sonst so leistungsfähigen Osmiumgemische als nicht besonders geeignet. Ganz vorzügliche und vor allen Dingen gleichmässige Resultate habe ich mit der von Petrunkewitsch angegebenen Modification des Gilson'schen Sublimatgemisches [1]) erhalten. Auch in der von Gilson angegebenen Form giebt das Gemisch, namentlich heiss angewendet, gute Bilder. Kleinere Objecte wurden in toto fixirt, grössere Thiere aufgeschnitten und, um Organverschiebungen zu verhüten, vorher narkotisirt oder in kochendem Wasser abgetödtet. Verfährt man dabei rasch genug, so wird nur die Hypodermis durch Hitze fixirt, während auf die tiefer liegenden Gewebe erst das eindringende Sublimat wirkt.

Als Färbemittel dienten: Böhmer'sches Hämatoxylin mit nachfolgender Differenzirung in salzsaurem Alkohol, Gegenfärbung mit dünner Lösung von salzsaurem Eosin in Alkohol oder mit Pikrokarmin nach Weigert. Saffranin nach Osmiumfixirung. Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Boraxkarmin-Pikronigrosin. Hämatoxylin-Pikrokarmin giebt gute Uebersichtsbilder, da alle Gewebe scharf differenzirt sind. Pikronigrosin ist besonders geeignet zum Studium des Faserverlaufs. Vorfärbung wurde nur zur bessern Orientirung kleiner Objecte im Paraffin angewandt (Boraxkarmin). Die definitive Färbung erfolgte dann stets nach dem Schneiden. Um ein Ablösen des Chitins nach dem Aufkleben zu verhindern, empfiehlt sich die Anwendung der Japanischen Methode (Reinke, in: Z. wiss. Mikrosk., V. 12).

Die Dicke der Schnitte betrug meist 5 μ, für besondere Zwecke 10 μ und 3 μ. Es wurden Frontal-, Sagittal- und Querschnittserien

1) A. Petrunkewitsch, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat., 1901, p. 4.

gefertigt, wobei ich bemerke, dass nur nach dem Kopf orientirt wurde. Bei einer Orientirung nach dem Körper würde man in Folge der wechselnden Haltung des Kopfes diesen in den verschiedensten Ebenen treffen.

Die Zeichnungen sind fast alle mit dem ABBÉ'schen Apparat und Zeichentisch, einige mit dem ZEISS'schen Zeichenprisma entworfen.

Historisches.

In seiner Dipterenarbeit (1864) bemüht sich WEISMANN als Erster histologische Veränderungen am Nervensystem während der Metamorphose festzustellen, nachdem die sehr auffälligen Formveränderungen schon wiederholt beschrieben waren[1]). Im Anschluss an die ausführliche Schilderung der Formveränderungen, speciell für die Musciden, finden wir folgende Angabe (l. c., p. 192): „. . . . Mit dieser totalen Umwälzung des gesammten Nervensystems ist eine ebenso bedeutende histologische Veränderung verbunden; es ist nicht denkbar, dass Verkürzungen und Volumverminderungen bei zelligen Organen stattfinden sollten, ohne Zerstörung dieser Zellen, zum mindesten eines Theiles derselben, und andererseits ist es ebenso undenkbar, dass neue Nervenstämme entstehen sollten, ohne vorausgehende und begleitende Bildung neuer histologischer Elemente. Damit stimmt die Beobachtung, denn schon am 3. Tage, wenn die ersten Gestaltveränderungen aufgetreten sind, beginnt die ganze Nervenmasse ungemein weich zu werden, so dass nur mit Mühe und nach Anwendung von Härtungsmitteln die Isolirung gelingt. Während in der Larve die Zellen des Bauchmarkes hell und klar waren, sind sie jetzt dunkel, mit feinen Fettkörnchen dicht erfüllt, so dass das ganze Organ vollkommen opak wird. Die Nerven werden zugleich äusserst blass, zeigen nur sehr schwach noch eine Andeutung der früheren Längsstreifung und sind ebenfalls durchsetzt von feinen, leuchtenden Körnchen." Ganz anders lauten die Angaben für *Corethra plumicornis* FABR. Hier bleiben nach WEISMANN (1866) die Centraltheile des Nervensystems „im Wesentlichen unverändert und Neubildung von Nerven findet nur in den Anhängen statt, wo neue Hautflächen und neue Muskeln gebildet werden."

1) Die Formveränderungen betreffen in erster Linie das Bauchmark und bestehen hauptsächlich in der Verschmelzung bestimmter Ganglien durch Verkürzung der Commissuren. Da meine Untersuchung die Veränderungen der Ganglien*zellen* betrifft, sehe ich vorläufig von der Nerven*faser* ab und verweise auf die Arbeiten von NEWPORT (1832 und 1834).

Es ist bemerkenswerth, dass diesen Angaben Weismann's trotz bedeutender Verbesserung der Methoden lange Zeit nichts Neues hinzugefügt wurde. Die nächsten Angaben stammen von Michels (1880) über den Nashornkäfer. Das verschiedene Aussehen des Centralnervensystems von Larve, Puppe und Imago wird genau beschrieben, über das Zustandekommen der Verschiedenheiten wird jedoch nichts gesagt. Die Arbeit ist daher keine eigentlich entwicklungsgeschichtliche. Ein gutes Stück gefördert wird dagegen unser Thema durch Viallanes, dessen exacten Untersuchungen wir eine Fülle neuer Erkenntniss auf dem schwierigen Gebiet des Insectengehirns verdanken. Nachdem dieser Autor einen Einblick in den feinern Bau des „Ganglion opticum" gewonnen hatte (1882 an *Musca*), studirte er dasselbe auch mit Rücksicht auf etwaige histologische Veränderungen, und zwar an Libelluliden (1884). Er kam dabei zu dem Schluss, dass der grösste Theil des „Ganglion opticum" keine postembryonalen Veränderungen durchmache: „Ni la masse externe, ni l'interne, non plus que le chiasma, ne subissent de modifications sensibles au cours du développement post-embryonnaire." Dagegen stellte er für andere Theile (lame ganglionnaire und fibres post-rétiniennes) beträchtliche Veränderungen während der Larvenentwicklung fest, ohne jedoch auf die Bedeutung derselben einzugehen. Seine nächste Arbeit (1885) beschäftigte sich wieder mit Musciden, und zwar speciell mit dem „Ganglion opticum" der Larven. Auffallender Weise führte die Untersuchung zu dem Resultat: „L'appareil visuel si compliqué de l'Insecte adulte existe dans toutes ses parties chez la larve et fonctionne déjà; seulement il n'est encore que peu développé et entièrement caché au-dessous des muscles et des téguments." In dieser allgemeinen Form widerspricht die Schlussfolgerung den Befunden bei den Libellen, und es ist daraus ersichtlich, dass Viallanes an histologische und histogenetische Vorgänge im Centralnervensystem gar nicht dachte. Dafür spricht auch die Kürze, mit welcher er zwei Gebilde abhandelt, welche schon früher (1882) seine Aufmerksamkeit erregten, nämlich „les bourrelets intraganglionnaires et périlaminaires". Er belegt mit diesem Namen „des parties ébauchées entre le névrilème et le tissu nerveux du ganglion, de nature épithéliale et appelées probablement à jouer un rôle important au moment de la métamorphose." Später weist dann Viallanes auf die Aehnlichkeit des „bourrelet périlaminaire" mit der gangliogenen Schicht des Ganglion opticum beim Embryo von *Mantis* hin und glaubt in ihm ein Ueberbleibsel dieser gangliogenen Zellen erblicken zu müssen. Diese Ansicht wird auch noch in der

letzten zusammenfassenden Arbeit (1893) aufrecht erhalten, über die Bedeutung des „bourrelet intraganglionnaire" bleibt der Autor im Zweifel: „C'est peut-être une trachée ou une glande céphalique transitoire."

Neuere speciell auf unsern Gegenstand gerichtete Untersuchungen liegen nicht vor, hier und da verstreute Angaben sollen später Erwähnung finden.

Specieller Theil.

1. Entstehung von Ganglien aus „Bildungsherden".

Dass thatsächlich postembryonale Entwicklung des Nervensystems vorkommt, ist schon aus den obigen Angaben ersichtlich. Es soll nun gezeigt werden, dass ganze Ganglien erst in der Larvenperiode zur Ausbildung kommen, d. h. es soll zunächst auf die sprunghafte Entwicklung eingegangen werden, wie sie sich bei den Metabolen findet. Daran wird sich dann die schwerer zu beobachtende continuirliche Differenzirung der Ametabolen schliessen. Auf die feineren Vorgänge an der Zelle wird erst im folgenden Abschnitt eingegangen.

Um zu untersuchen, ob mit der sprunghaften Entwicklung eines peripheren Imagoorgans Veränderungen am centralen Theil des Nervensystems verbunden sind, empfiehlt es sich, ein Organ zu wählen, dessen Entwicklung leicht zu verfolgen ist und welches gleichzeitig einer bedeutenden Menge von Ganglienzellen zu seiner Innervirung bedarf. Als ein solches stellen sich die Complexaugen [1]) dar, und das Centrum derselben hat daher vorzüglich den Gegenstand meiner Untersuchung gebildet.

Ich gebrauche im Folgenden die Bezeichnung „Complexaugencentrum" statt Ganglion opticum, da dieser letzte Name mir nicht glücklich gewählt zu sein scheint. Denn einerseits begreift er nur Theile, welche zum Complexauge gehören, während die Ganglien der Nebenaugen nach allgemeiner Auffassung doch ebenfalls „optischer" Natur sind. Andrerseits umfasst der Name ausser den wirklichen Ganglien des Complexauges auch Theile ganz andrer Art, wie die beiden Faserkreuzungen, das äussere und innere Marklager und den Tractus opticus. Als „Ganglien des Complexauges" fasse ich alle aus Ganglienzellen bestehenden Theile des Complexaugencentrums zusammen, das sind also die von Viallanes als lame ganglionnaire,

1) „Complexaugen" nach Hesse für zusammengesetzte Augen.

centres nerveux annexés à la masse médullaire externe und interne unterschiedenen Zellengruppen. Von einer Benennung der einzelnen Ganglien empfiehlt es sich abzusehen, bis wir über die physiologische Bedeutung derselben besser unterrichtet sind, als es bisher der Fall ist. Nach dem Vorgang von KENYON bezeichne ich dieselben vorläufig mit Zahlen. Die Lagerung der einzelnen Theile ist aus untenstehendem Schema (Textfig. A) ohne weiteres ersichtlich. Zwischen dem Endorgan (Complexauge) und den Tractus optici, welche zum Gehirn ziehen, schieben sich drei Ganglien ein (*caug 1—3*), deren Zusammenhang KENYON feststellen konnte. Zwischen ihnen befindet sich die äussere und innere Faserkreuzung (*che* und *chi*), und zu jedem von ihnen gehört ein besonderes Marklager (*ma 1–3*). Ausser diesen 3 Gruppen von Ganglienzellen konnte KENYON noch mehrere Neurone feststellen, welche die

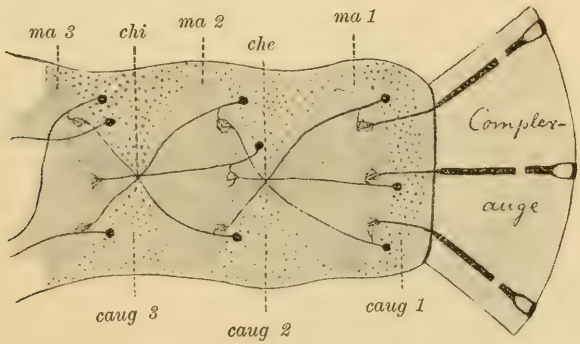


Fig. A. Schema des Complexaugencentrums eines Insects, mit Anlehnung an das Schema von KENYON. *caug 1—3* Complexaugenganglion 1—3, *ma 1—3* Marklager 1—3, *che* äussere, *chi* innere Faserkreuzung.

Verbindung der Complexaugenganglien mit den „Associationscentren" (gestielten Körpern) bewerkstelligen. Da die Lage der zu diesen Neuronen gehörigen Ganglienzellen noch nicht bestimmt ermittelt wurde, sehe ich von ihnen ab, sie sind auch in dem Schema der Uebersichtlichkeit halber nicht angedeutet.

Ohne nun auf den feinern Bau des Complexaugencentrums im Weitern genauer einzugehen, wähle ich als Typus die stets leicht aufzufindenden Ganglien 1—3, um an ihnen die sprunghafte Entwicklung zu zeigen.

Untersucht man das Oberschlundganglion einer Larve von *Culex pipiens* L. im letzten Larvenstadium, so zeigen sich die Complexaugencentren schon äusserlich gut erkennbar, da sie durch eine seichte Furche

von dem eigentlichen Gehirn geschieden werden (Textfig. B *cauc*). Sie haben annähernd die Gestalt eines Kegels, und die Axen der beiderseitigen Centren bilden mit einander einen stumpfen, rostral offenen Winkel. Serienschnitte in den verschiedenen Ebenen zeigen, dass die einzelnen Theile folgendermaassen angeordnet sind:

Aus der Spitze des Kegels tritt ein Bündel von Fasern aus, welches aus zwei gesonderten Strängen, einem dickern und einem

Fig. B.

Fig. C.

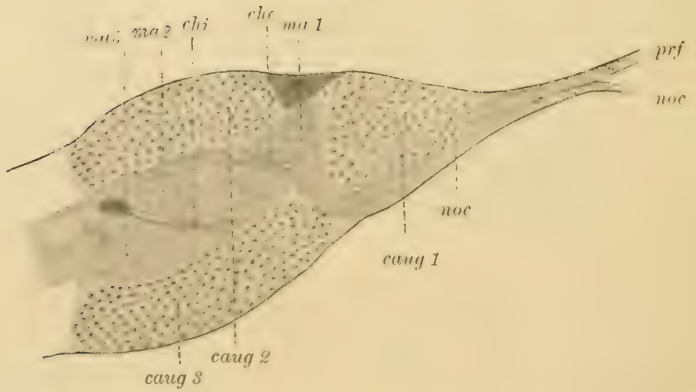


Fig. B. Oberschlundganglion der Larve von *Culex pipiens* L. im letzten Stadium von oben. 50 : 1. *cauc* Complexaugencentrum. Der Pfeil bezeichnet die Längsaxe des Thiere.

Fig. C. Schema des Complexaugencentrums der Larve von *Culex pipiens* L. *caug 1—3* Complexaugenganglion 1—3, *ma 1—3* Marklager 1—3, *che* äussere, *chi* innere Faserkreuzung, *noc* Ocellennerv, *prf* Postretinalfasern.

dünnern, besteht. Der dickere Strang (Textfig. C *prf*) führt die vom Complexauge convergirenden Postretinalfasern, während der dünnere den Nerven der Larvenocellen darstellt. Verfolgt man das Bündel der Postretinalfasern centripetal, so sieht man dieselben in das erste Complexaugenganglion eintreten. Dasselbe ist (Textfig. C *caug 1*), mit dem dazu gehörigen Marklager (*ma 1*) betrachtet, ungefähr eiförmig. Aus dem stumpfen centralen Theil treten seine Axencylinder aus und

bilden hier die äussere Faserkreuzung (*che*). Dieser stumpfe Pol wird ferner umfasst von einem fast geschlossenen Ring epithelartiger Zellen, dem bourrelet périlaminaire VIALLANES'. Die Lücke in dem Ring liegt caudal gewendet. Die Form dieser Bildung verdeutlicht Fig. 2 der Tafel, welche dieselbe auf dem Querschnitt darstellt. Ich belege sie mit dem Namen „erster Bildungsherd des Complexaugencentrums", mit welchem Recht, das wird sich aus dem Folgenden ergeben. Die unmittelbare proximale Fortsetzung des 1. Bildungsherdes bildet das 2. Complexaugenganglion, welches auf dem Querschnitt Anfangs dieselbe Form wie jener besitzt. Centripetal verfolgt, nehmen die Querschnitte des Ganglions allmählich Hufeisenform an, so dass zwischen den Schenkeln des Hufeisens ein Raum entsteht, welchen das 3. Com-

Fig. D. Querschnitt durch den Kopf eines Embryos von *Mantis religiosa* L. von 2 mm Länge (VIALLANES' Stadium 9). *bi* bourrelet intraganglionnaire, *bp* bourrelet périlaminaire. Nach VIALLANES.

plexaugenganglion einnimmt (Textfig. C *caug 3*). Wir sehen, dass durch die abweichende Lagerung das 2. und 3. Marklager (*ma 2* und *ma 3*) einander genähert sind und nur durch einige Zellen von besonderem Aussehen (Fig. 1 *b 2*) getrennt werden. Diese trennenden Zellen gehören zu einer Bildung, welche ihrem Bau nach mit dem 1. Bildungsherd vollkommen übereinstimmt und welche ich als 2. Bildungsherd bezeichne. Ein Vergleich meiner Fig. 1 mit der fig. 1 von VIALLANES (1885), welche einen Schnitt durch das Complexaugencentrum von *Eristalis* (Muscide) darstellt, zeigt, dass der 2. Bildungsherd identisch ist mit seinem „bourrelet intraganglionnaire". Dass ihm die Bedeutung desselben durchaus unklar war, wurde oben

erwähnt; die Auffassung als Trachee oder Kopfdrüse ist rein hypothetisch. Anfangs hatte VIALLANES beide bourrelets für gleichartige Gebilde gehalten, wozu auch ihre histologische Beschaffenheit durchaus berechtigt. Wenn er später, angeregt durch die Befunde an Embryonen von *Mantis* (vgl. Textfig. D *bp* und *bi*), dazu kam, die Zellen des bourrelet périlaminaire für gangliogene Elemente zu halten, so ist der Umstand, dass er diese Deutung nicht auf den zweiten bourrelet übertrug, wohl darauf zurückzuführen, dass er einen Zusammenhang derselben mit Ganglienzellen nicht hat feststellen können. Diesen Zusammenhang kann ich mit Sicherheit nachweisen:

Die fragliche Zellengruppe hat bei der Larve von *Culex pipiens* L. folgende Form. Die Hauptmasse der epithelartigen Zellen ist in Form eines Balkens über die concave caudale Fläche des 2. Complexaugenganglions gespannt, und zwar in einer annähernd dorsoventralen Richtung, und dem proximalen Rande des Ganglions angenähert. Von einem Sagittalschnitt muss daher der Balken in seiner Längsaxe getroffen werden in der Weise, wie es Fig. 3 zeigt (b_2), von Frontalschnitten dagegen quer (Fig. 1, die Stelle, wo die punktirte Linie b_2 endigt). Dieser Balken ist durch Zellenstränge mit dem 3. Complexaugenganglion verbunden (Fig. 1 b_2f). Der 2. Bildungsherd steht also ebenso mit dem 3. Ganglion in Verbindung, wie der 1. Bildungsherd mit dem 2. Ganglion. Ganz besonders deutlich treten die Verbindungsfäden hervor, wenn man Schnitte in der Richtung derselben anfertigt. Der Schnitt Fig. 4 ist in dieser Weise geführt. Wir sehen hier den Balken des 2. Bildungsherdes (b_2) annähernd in ganzer Länge getroffen; von ihm aus ziehen centrifugal mehrere Zellenstränge von verschiedener Breite (b_2f) zum distalen Rande des 3. Complexaugenganglions (*caug 3*). In den Lücken zwischen den Zellensträngen verlaufen die Fasern des Chiasma internum.

Die Gleichartigkeit der beiden Bildungsherde bezüglich ihrer Beziehung zu Ganglien ist also nachgewiesen, und es fragt sich nun, ob die von VIALLANES versuchte Deutung als Ueberreste des „embryonalen Gangliogens" (Bildungsherdes) zutreffend ist oder ob diese Gebilde bestimmt sind, eine Rolle in der Metamorphose zu spielen, wie derselbe Autor an andrer Stelle vermuthet. Als dritte Deutung käme dazu noch die von VAN REES (1889), welcher die Zellen des 1. Bildungsherdes bei *Musca vomitoria* L. sah und „als eine eigenthümliche Form der äussern Schicht der kleinzelligen Rinde des Ganglions" auffasste. Ein Blick auf Fig. 2 muss genügen, um zu zeigen, dass wir es hier mit einem Ueberbleibsel, einem Rudiment, auf keinen Fall zu thun haben können, ebenso

wenig allerdings mit ausgebildeten Ganglienzellen, denn Nervenfortsätze fehlen durchaus. Vielmehr weisen die zahlreichen Mitosen auf eine lebhafte Entstehung neuer Elemente hin, und ein genaues Studium derselben zeigt, wie im folgenden Capitel ausgeführt werden soll, dass sich hier die epithelartigen Zellen des Bildungsherdes in Ganglienzellen umwandeln. Die Mitosen sind am häufigsten in der Grenzzone zwischen Bildungsherd und Ganglion (Fig. 1 u. 4) und zwar, wie Fig. 1 zeigt, nicht nur zwischen 1. Bildungsherd und 2. Complexaugenganglion, sondern auch zwischen 1. Herd und 1. Ganglion, ein Beweis, dass derselbe für die beiden ersten Ganglien zugleich das Material liefert. Ebenso sehen wir auch auf der dem 3. Ganglion abgewandten Seite des 2. Herdes Theilungsfiguren auftreten (Fig. 4). Wahrscheinlich liefern dieselben die von KENYON ihrer Lage nach noch nicht sicher bestimmten Ganglien 4—6.

Durch Vergleich von jüngern und ältern Larven lässt sich das ganz allmähliche Entstehen der Ganglien auf Kosten ihrer Bildungsherde verfolgen. Um über diesen Vorgang absolute Sicherheit zu gewinnen, habe ich Vertreter der verschiedenen Ordnungen untersucht. Immer lassen sich die Bildungsherde nachweisen, und immer sehen wir bei den Metabolen Theilungsfiguren dann in ihnen auftreten, wenn auch die peripheren Theile des Auges ihre Entwicklung beginnen. Zur Untersuchung gelangten

Culex pipiens L.
Corethra plumicornis FABR. } (Diptera),
Dyticus sp. (Coleoptera),
Vanessa urticae L. (Lepidoptera),
Vespa crabro L.
Formica gagates LTR. } (Hymenoptera).

Um weiter zu untersuchen, ob wir hier einen für die Metabolen allein charakteristischen Entwicklungsmodus vor uns haben, habe ich zwei ametabole Formen, *Aeschna sp.* (Odonata) und *Machilis polypoda* LTR. (Apterogenea) zum Vergleich herangezogen. Es stellte sich heraus, dass die von Larven, resp. jungen Individuen derselben erhaltenen Bilder genau mit den von Metabolen zur Zeit der Umwandlung in die Puppe erhaltenen übereinstimmen. Fig. 5 zeigt links den Verband grosskerniger Bildungsstellen (*b*), rechts neu entstandene Ganglienzellen (*gz*) des 1. Complexaugenganglions von *Aeschna sp.* Fig. 6 giebt eine Zellengruppe aus dem Complexaugencentrum von *Machilis polypoda* LTR. Der Unterschied zwischen den Kernen der Bildungszellen (*b*) und Ganglienzellen (*gz*) tritt auch hier deutlich hervor,

während Unterschiede des Protoplasmas in Folge der geringen Menge desselben nicht erkennbar werden. Auf beiden Figuren ist die Grenzzone durch Mitosen gekennzeichnet.

Ist somit die Neubildung von Ganglien in der Postembryonalperiode sichergestellt, so drängt sich uns weiterhin die Frage auf, in welcher Weise die neu entstandenen Theile mit einander in Verbindung treten. Die Verbindungsfasern spielen bekanntlich bei den hoch stehenden Formen eine grosse Rolle. Bei Hymenopteren z. B. sind die von LEYDIG so benannten „gestielten Körper" („mushroom bodies"), welche nur Verbindungsfasern führen, auf Schnitten durch das Oberschlundganglion eines erwachsenen Thieres äusserst auffällig. Die Entstehung dieser Gebilde habe ich bei Ameisenarbeitern (*Formica gagates* LTR.) und bei *Vespa crabro* L. verfolgen können. Die Bildungsherde sind hier jederseits paarig vorhanden und ganz besonders auffällig (Fig. 7 *bh*), da die aus ihnen sich differenzirenden Ganglienzellen (*gz*) verhältnissmässig klein sind. Auf der Figur hat es den Anschein, als gingen die Faserzüge der gestielten Körper

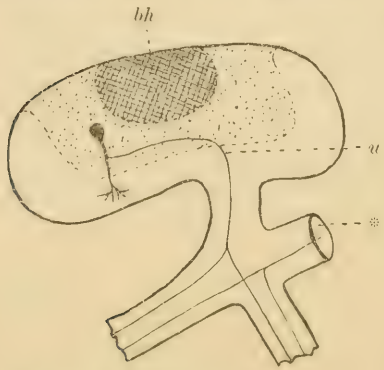


Fig. E. Aeussere Hälfte des linken Paares der gestielten Körper eines Insects, schematisch. Die innere Hälfte ist bei * abgeschnitten. *u* Umknickungsstelle des Neuriten, *bh* der central gelegene Bildungsherd (von mir eingezeichnet). Etwas verändert nach KENYON.

(*f*) von den Bildungszellen aus, eine Erscheinung, welche durch Umknickung der Neuriten bedingt wird. Der Verlauf dieser Neuriten zeigt die Textfig. E nach KENYON (1896). Die Bildungsherde liegen hier wie im Complexaugencentrum der Peripherie an, da sie jedoch annähernd kugelig sind, entwickeln sich Ganglienzellen am grössten Theil ihrer Oberfläche.

Aehnliche Bilder, d. h. embryonale Bildungszellen, Mitosen und neu entstandene Ganglienzellen finden sich an den verschiedensten Stellen des Ober- und Unterschlundganglions und des Bauchmarks, und durch systematische Untersuchung wird man allmählich die Bildungsherde für die Ganglien aller Imagoorgane festlegen können. Für mich handelt es sich nur darum, den Typus der Entwicklung an auffälligen Beispielen klarzustellen.

2. Entstehung von Ganglienzellen aus Neuroblasten.

Es wurde im vorhergehenden Capitel erwähnt, dass die Kerntheilungsfiguren sich hauptsächlich an der Grenze zwischen Bildungsherd und ausgebildeten Ganglienzellen finden. Man darf demnach annehmen, dass die letztern sich nicht durch allmähliche Umbildung aus den Bildungszellen differenziren, sondern dass dieser Vorgang an eine oder mehrere Theilungen geknüpft ist. Um über diese Verhältnisse ins Reine zu kommen, empfiehlt es sich, solche Stellen im Gehirn aufzusuchen, wo nur wenige Zellen ausgebildet werden oder wo die Bildungszellen nicht einen Zellenverband bilden, sondern einzeln oder in kleinen Gruppen bei einander liegen. Solche finden sich sowohl im Ober- und Unterschlundganglion wie auch im Bauchmark. Bei allen untersuchten Formen sind die Bilder äusserst ähnlich und Verschiedenheiten nur bedingt durch wechselnde Grösse und Chromatinreichthum der Kerne. Ich wähle zur Darstellung eine Zellengruppe aus dem Antennenlobus der *Culex*-Larve.

Bei zahlreichen Insectenordnungen findet sich bekanntlich im Coxalglied der Antenne ein complicirtes Sinnesorgan (Gehörorgan?), dessen Bau und Entwicklung von Child (1894) untersucht wurde. Dasselbe entsteht bei *Culex* ungefähr gleichzeitig mit dem Complexauge. Um die Zeit, wenn es sich seiner vollendeten Ausbildung nähert, d. h. gegen Ende des letzten Larvenstadiums, lässt sich im Antennenlobus eine Gruppe neu entstandener sensibler Ganglienzellen nachweisen. Man kann daher die Vermuthung aussprechen, dass hier der zu jenem Sinnesorgan gehörige Centralapparat im Entstehen ist; Sicherheit könnten darüber allerdings erst die Methoden der Faseranatomie geben. Gleichwohl wähle ich diese Zellen als Typus, da sie sich leicht auffinden lassen und nicht wohl verwechselt werden können.

Bei jungen *Culex*-Larven finden sich zwischen den larvalen Ganglienzellen des Antennenlobus an der Peripherie dicht unter dem Neurilemm grosse Zellen, welche durchaus den Typus der von Viallanes und Wheeler bei Orthopterenembryonen aufgefundenen Neuroblasten zeigen. Ein heller, bläschenförmiger Kern, welcher wenig Chromatin in sehr fein vertheilter Form und meist einen grossen Nucleolus enthält, ist von einem dichten, mit Hämatoxylin sich dunkel färbenden Protoplasma umgeben. Im Gegensatz dazu zeigen die umgebenden Ganglienzellen ein grobes Chromatin, welches typisch an der Peripherie des Kerns gelagert ist, und nur eine schmale, schwach färbbare Protoplasmahülle. Ich stehe nicht an, die gekennzeichneten

Zellen ebenfalls Neuroblasten zu nennen, da sie mit den von WHEELER beschriebenen nach Aussehen und Function identisch sind. Wie nämlich dort im Embryo durch einen merkwürdigen wiederholten Theilungsvorgang aus den Neuroblasten eine ganze Reihe von Ganglienzellen entsteht, so können wir hier aus einer einzigen Bildungszelle allmählich einen ganzen Klumpen imaginaler Ganglienzellen entstehen sehen. WHEELER beschreibt den Vorgang (1894, p. 84) folgendermaassen: „The large succulent mother-cells are evenly rounded on their outer surfaces which are overlaid by the dermatoblasts. Their inner faces are flat or concave and in every case closely applied to the latest daughter-cell. The nuclei of the mother-cells are spheroidal and take no deeper stain than the pale succulent cytoplasm which surrounds them. The neuroblasts are in all essential respects typical proliferating cells like the terminal cells in plant-

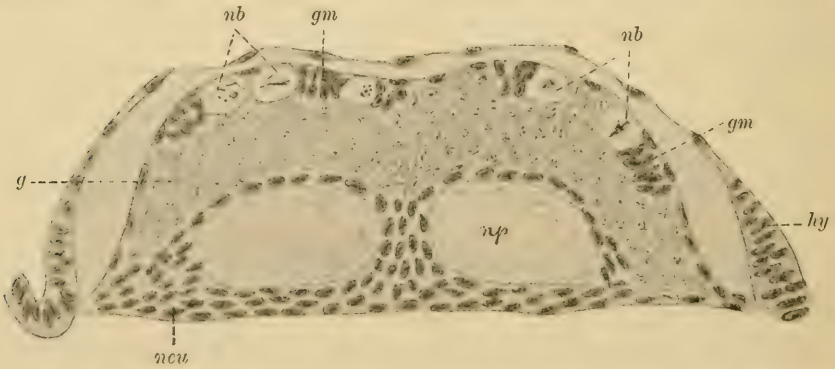


Fig. F. Querschnitt durch die Basis des Abdomens eines Embryos von *Xiphidium ensiferum* SCUDD. 175 : 1. *nb* Neuroblasten, *gm* Ganglienmutterzellen, *g* Ganglienzellen, *hy* Hypodermis, *neu* Neurilemm, *np* Neuropil. Nach WHEELER.

shoots and the teloblasts of annelids. The daughter-cells are at first characterised by their small size, cuneate outline and deep stain. Their nuclei are considerably flattened, probably from mutual pressure. These characters are retained by the daughter-cells till they have been pushed some distance from the neuroblast by later offspring, when they become larger and considerably paler and assume the appearance of definitive ganglion-cells.“ Vergleicht man diese Beschreibung und die in Textfig. F gegebene Copie des WHEELER'schen Bildes mit Fig. 8 der Tafel, so zeigt sich eine weitgehende Uebereinstimmung. Nur muss ich hervorheben, dass sich das Protoplasma der Neuroblasten, wie erwähnt, stets intensiv färbt und dass sich WHEELER im Irrthum befindet, wenn er die „daughter-cells“ sich direct in

Ganglienzellen umwandeln lässt. Vielmehr schiebt sich hier ein Theilungsvorgang ein, so dass jede „daughter-cell" oder Ganglienmutterzelle (Fig. 8 *gm*), wie ich sie nennen will, zwei Ganglienzellen den Ursprung giebt. Wheeler hat das ganz richtig in seiner vorläufigen Mittheilung (1890) beschrieben, glaubt aber später sich verbessern zu müssen: „I incline to think that I was mistaken on this point. The daughter-cells probably never divide but are directly converted into ganglion cells. All reproductive power seems to be confined to the neuroblasts. Some of the nuclei of the daughter-cells exhibit peculiar chromatic structures which I may have mistaken for karyokinetic figures; this being an easy error to make in the case of small cells killed by means of heat, since the achromatic portions of the spindles are obliterated by this method." Ich bin sicher, dass Wheeler in der That durch seine Conservirungsmethode irregeleitet wurde, da bei guter Fixirung über die Kerntheilungsfiguren kein Zweifel bestehen kann; Viallanes (1893) und Carrière (1897) haben dieselben ebenfalls gesehen, dagegen die Ganglienmutterzellen als wohl charakterisirtes Uebergangsstadium nicht erkannt.

Ich wende mich zur genauern Darstellung der Theilungsvorgänge. Die Bilder des sich zur Theilung anschickenden Neuroblasten zeigen nichts Besonderes, und auch im Stadium des Amphiasters liegt die Spindel noch durchaus symmetrisch in der Mitte der Zelle (Fig. 9). Die Asymmetrie beginnt erst mit der Anaphase, indem der eine Tochterstern die centrale Lage beibehält, während der andere stark centrifugal bewegt wird, wobei er nur einen Theil des dichten, gewissermaassen schwerfälligen Protoplasmas mitnimmt. Es entsteht so auf den ersten Blick das für die Abschnürung des 1. Richtungskörpers typische Bild (Fig. 12 *m 1*, 13, 19). Bemerkenswerth ist, dass die neue Zellwand stets derart einschneidet, dass sie die Spindel halbirt (Fig. 12 *m 1*). Die Figg. 14—19 wurden hauptsächlich deshalb gegeben, weil sie einer Art (*Formica gagates* Ltr.) entnommen sind, welche in allen Somazellen die seltene, bisher nur bei der Eireifung und Spermatogenese einiger Arten beobachtete „Bläschenform" der Chromosomen aufweist. Von Interesse ist ferner, dass die Neuroblasten hier constant 2 Nucleolen besitzen, vielleicht ein Beispiel mehr für die von Häcker behauptete Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz. In den von einander geschiedenen Zellen tritt nun sehr deutlich eine Beziehung zwischen Protoplasmareichthum und Kerngrösse hervor, indem der Kern des protoplasmareichen Neuroblasten wieder zu colossaler Grösse anschwillt, der Kern der proto-

plasmaarmen Ganglienmutterzelle aber sehr viel kleiner bleibt. Ebenso zeigen auch die Nucleolen beider Zellen starke Grössenunterschiede. Für die Ganglienmutterzellen sind die ovalen Kerne typisch, wie auch WHEELER angiebt. Ich glaube jedoch nicht, dass dieselben durch gegenseitige Pressung abgeplattet sind, wie dieser Autor annimmt, denn man findet die ovale Form auch bei solchen Zellen, welche an eine Blutlacune grenzen und also sich frei ausdehnen könnten.

Nach einer kurzen Ruhepause schicken sich die Ganglienmutterzellen zur Theilung an, aus welcher zwei gleiche Ganglienzellen hervorgehen. Die Figuren dieser Theilung sind von denen der Neuroblastentheilung deutlich zu unterscheiden, da entsprechend der geringern Grösse des Kerns auch die Spindeln kleiner sind (Fig. 10, 11 *m2*, 12 *m2*). Man bemerkt ferner durch Vergleich von Polansichten des Amphiasters, dass auch die Form der Chromosomen sich geändert hat; dieselben sind jetzt kürzer und dicker (vgl. Fig. 11 *m2* mit *m1*). Ob die Ganglienmutterzelle sich nur einmal oder mehrmals zu theilen vermag, habe ich leider nicht feststellen können.

An den neu entstandenen Ganglienzellen treten sofort die Nervenfortsätze hervor, in welcher Weise sie mit der Peripherie in Verbindung treten, soll jedoch hier nicht erörtert werden. Die Unterscheidung neuer imaginaler Zellen von den larvalen ist, auch ohne die Nervenfasern zu berücksichtigen, leicht möglich, wie ein Blick auf Fig. 24 zeigt (*igz* und *lgz*).

Es entsteht nun die Frage, was aus den Neuroblasten wird, wenn ihre Productionsfähigkeit erloschen ist. WHEELER giebt an, dass sie bei Orthopteren gegen Ende des Embryonalstadiums der Degeneration verfallen. Die Degenerationsbilder habe ich nicht bei allen untersuchten Arten mit wünschenswerther Sicherheit nachweisen können, da dieselben zwischen dem in Ausbildung begriffenen Bindegewebe, wandernden Phagocyten u. s. w. oft schwer erkennbar sind. Ziemlich deutlich sind die Verhältnisse in den motorischen Centren der Mundwerkzeuge im Unterschlundganglion von *Vespa crabro* L. Die neu entstandenen grossen Ganglienzellen liegen in Bündeln bei einander und lassen so ihre Entstehung aus einem Neuroblasten erkennen (Fig. 20). An der den Fortsätzen des Bündels abgewandten Seite findet man auch sehr spät noch die Neuroblastenreste und kann den Zerfallprocess durch Vergleich feststellen. Die ersten Veränderungen machen sich am Protoplasma durch Auftreten kleiner Vacuolen bemerkbar, dann legt sich die Kernmembran in Falten, und das Chromatin verklumpt zu stark färbbaren Krümchen (Fig. 21). Durch Zusammen-

fliessen der Vacuolen verschwindet das Protoplasma allmählich, die Kernmembran löst sich auf (Fig. 22), und schliesslich zerfällt auch das Chromatin vollkommen (Fig. 23). Der Process geht selbständig ohne das Eingreifen von Phagocyten vor sich, und auch die letzten Reste habe ich niemals von solchen aufnehmen sehen.

Die Entstehung des nervösen Theils der Ganglien ist hiermit beendet, und es fragt sich jetzt, woher die accessorischen Elemente, das umhüllende Bindegewebe (Neurilemm und Zwischengewebe) und die Tracheen ihren Ursprung nehmen.

3. Entstehung von Bindegewebe und Tracheen in neu gebildeten Ganglien.

Bei den Ametabolen habe ich das Auftreten der bindegewebigen Hüllen an den neu entstandenen Ganglienzellen nicht verfolgen können, wahrscheinlich breitet sich das schon vorhandene Hüllgewebe allmählich aus. Ganz anders bei den Metabolen. Lange Zeit sehen wir da von Hüllgewebe in den neu entstandenen Ganglien nicht die geringste Spur (Fig. 20). Plötzlich aber beginnt eine lebhafte Einwucherung von Bindegewebszellen, und zwar von der Peripherie her. Dieselben stammen, wie sich unschwer feststellen lässt, aus der

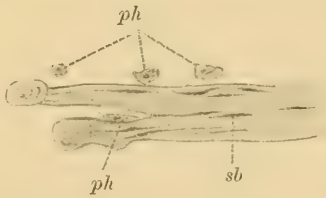


Fig. G. Schnitt durch eine Verzweigungsstelle eines Nervenbündels. 2 Tage 16 Stunden alte Puppe von *Vanessa urticae* L. 246 : 1. *ph* Phagocyten, *sb* spindelförmige Bindegewebskerne. Nach Johansen.

Leibeshöhle, wo sie bisher als Wanderzellen im Blute flottirten. Wenn die innere Organ-Umbildung begonnen hat, also bei *Culex* gegen Ende des letzten Larvenstadiums, kann man beobachten, wie zahlreiche amöboide Zellen auf dem Neurolemm umherkriechen, bereit, durch die erste Lücke in demselben einzudringen (Fig. 25). Geeignete Orte geringern Widerstands sind hauptsächlich an den nervösen Endorganen gegeben, wo larvale Theile zu Grunde gehen und neue Organe starken Umbildungen unterworfen sind. Hier sehen wir denn auch die Wanderzellen in grosser Menge eindringen. Johansen hat dieselben meines Wissens zuerst beschrieben und abgebildet (1893 vgl. Textfig. G). Er sagt darüber: Die Aufspaltung der zum Complexauge ziehenden Nervenbündel (Postretinalfasern) „scheint durch Phagocyten bewirkt zu werden, die man an den Verzweigungsstellen häufig erblicken kann. Sie resorbiren einerseits das die Nervenbündel einhüllende Gewebe . . . und

scheinen andrerseits wieder selbst zu Bindegewebszellen zu werden, indem sie sich abplatten und die aus der Theilung hervorgegangenen dünnen Nerven umgeben." Ich kann diese Vermuthung durchaus bestätigen. Die zuerst ankommenden Wanderzellen beladen sich mit Gewebstrümmern und schaffen dadurch Platz für die nachfolgenden (Fig. 26), während sie ihrerseits durch die Phagocytose zu schwerfällig geworden sind, um sich am Eindringen zu betheiligen. Die Eingedrungenen wandern nun selbständig in der Richtung auf die Ganglienzellen. Das ist die von Weismann (s. o.) beschriebene Durchsetzung der Nerven mit feinen „Körnchen". Im Centralorgan angelangt, vermögen die Wanderzellen nur bis an die Grenze des Neuropils vorzudringen (Fig. 27). Sie treten daher seitlich aus der Faserbahn aus und gelangen so zwischen die Ganglienzellen. An diese legen sie sich an (Fig. 28), umklammern sie mit feinsten Fortsätzen von allen Seiten und bilden so im Verein mit benachbarten Elementen das netzförmige Hüllgewebe oder Zwischengewebe, von dessen Structur Redikorzew (1900) eine gute Darstellung giebt. Die an der Peripherie gelegenen Bindegewebszellen kamen auch Michels (1880) zu Gesicht. Er beschreibt bei der Larve von *Oryctes nasicornis* L. ein „inneres Neurilemm" aus gesonderten Zellen, die als solche bei der Imago nicht mehr zu erkennen sind. Johansen glaubt, dass die Bindegewebszellen durch Entlangwachsen der Ganglienzellen an den primär vorhandenen Fasern ins Innere gerathen und dass auf die Weise auch die radiäre Anordnung der Ganglienzellen zu erklären sei. Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschliessen, da sich ja Bindegewebszellen allenthalben zwischen den Ganglienzellen finden, durchaus nicht etwa nur an der Austrittsstelle der Nervenfasern. Ausserdem ist an der energischen Locomotionsfähigkeit derselben nicht zu zweifeln; man kann, wenn auch selten, beobachten, wie dieselben sogar intactes Neurilemm zu perforiren vermögen (Fig. 29).

Endlich bleibt noch die Ausbildung der Tracheen für die Imaginalganglien zu erwähnen. Bei den ametabolen Formen ist wieder die Feststellung mit grossen Schwierigkeiten verknüpft, ich glaube jedoch annehmen zu dürfen, dass die neuen Tracheenäste durch seitliche Sprossung aus denen der Larve entstehen. Bei den Metabolen findet an ganz bestimmten Stellen der Peritonealhaut eine lebhafte Zellenwucherung statt, und es bilden sich Schnüre von Tracheenbildungszellen aus, welche, Anfangs parallel gerichtet, in breitem Strom zwischen Ganglienzellen und Neuropil eindringen (Fig. 30 *trbz*). Diese Lagerung behalten späterhin die Tracheenendzellen gewöhnlich bei, während die

feinen Fortsätze derselben in das Neuropil und zwischen die Ganglienzellen eindringen. Bei dieser Gelegenheit möchte ich erwähnen, dass die „très gros noyaux arrondis ou ovalaires", welche VIALLANES (1885) beschreibt, ohne sich über ihre Bedeutung klar zu werden, sehr wahrscheinlich Kerne von Tracheenendzellen sind, soweit seine Abbildungen eine Beurtheilung zulassen.

4. Zerfall larvaler Ganglienzellen.

Wir wenden uns zur Beantwortung der zweiten Frage: Finden sich bei den metabolen Formen histolytische Veränderungen, und in welchem Zusammenhang stehen dieselben zur Histogenese? Wenn wir uns zunächst vergegenwärtigen, in welcher Weise bei andern Organen der Ersatz provisorischer larvaler Theile durch imaginale stattfindet, so können wir zwei Typen unterscheiden, je nachdem ob die Resorption mit der Neubildung histologisch zusammenhängt oder nicht. Dieser Unterschied ist bisher nicht betont worden, und wir sind gewöhnt, schlechthin von Metamorphose zu sprechen, gleichgültig, ob für das larvale Organ an ganz andrer Stelle ein ganz anders gebautes imaginales eintritt, wie z. B. beim Sehorgan oder bei den Beinen, oder ob ein allmählicher Ersatz der einzelnen Gewebe eines Organs stattfindet, wie beim Darm oder der Hypodermis. Ich möchte diese beiden Formen der Metamorphose als Organmetamorphose und Gewebsmetamorphose unterscheiden. Bei der ersteren finden wir zwischen alten und neuen Theilen nur einen physiologischen Zusammenhang, bei der letztern jedoch einen histologischen. Ein Beispiel aus der Entwicklungsgeschichte der höhern Thiere wird diesen Unterschied noch deutlicher machen. Unter den Begriff der Organmetamorphose fällt der Ersatz des Dotterkreislaufs durch den Allantois- oder Placentarkreislauf. Als Gewebsmetamorphose dagegen ist der Ersatz von Knorpelgewebe durch Knochen zu bezeichnen.

Es fragt sich nun, welcher Typus für das Nervensystem in Betracht kommen dürfte. Wenn wir sehen, wie die nervösen Endorgane in ihrer Resorption und Neubildung histologisch gänzlich unabhängig von einander sind, so können wir ein gleiches auch für ihre Centren annehmen. Das trifft in der That zu, und wir haben also eine Organmetamorphose vor uns. Ich habe zur Untersuchung das Ganglion der Larvenaugen von *Vanessa urticae* L. gewählt, um dadurch gleichzeitig eine Ergänzung zu der schönen Arbeit von JOHANSEN zu liefern, der den Zerfall des Auges selbst an demselben Schmetterling studirte.

Zur selben Zeit, wenn am Endorgan die Degenerationserscheinungen bemerkbar werden, sehen wir auch solche im Ganglion auftreten. Zahlreiche Bindegewebszellen, deren Einwandern im vorhergehenden Capitel dargestellt wurde, drängen sich in die Spalträume zwischen den Ganglienzellen und zerlegen so das Anfangs einheitliche Ganglion in grössere und kleinere Zellengruppen. An den Ganglienzellen selbst geht zuerst das Protoplasma zu Grunde, und die Kerne werden immer enger zusammengepresst zu unregelmässigen Klumpen (Fig. 31 *lgz*), welche durch breite Züge von Bindegewebszellen von einander geschieden werden (*bz*). Innerhalb der Klumpen werden die Umrisse der Kerne durch Schwinden der Membranen immer undeutlicher, schliesslich bleibt nur ein Haufen von Chromatinbröckchen übrig, welche von den blassen Fasern des frühern Hüllgewebes der Ganglienzellen durchzogen werden. Die Anfangs gesondert wandernden Bindegewebszellen beginnen unter mehrfacher Theilung zu anastomosiren und bilden endlich ein lockeres Geflecht, in welchem grössere Hohlräume noch eine Zeit lang die Stelle der degenerirten Zellenhaufen markiren. Der ganze Process geht rasch von Statten, obgleich ich nirgends das Eingreifen von Phagocyten beobachten konnte. Eine grosse Rolle bei der Zerstörung spielt jedoch wahrscheinlich der starke Druck, welcher durch das Wachsthum der imaginalen Ganglien einerseits und die Einwanderung und Vermehrung der Bindegewebszellen andrerseits hervorgerufen wird.

5. Zerfall von Bindegewebe und Tracheen.

Durch die Degeneration larvaler Ganglienzellen wird das zur Umhüllung derselben dienende Bindegewebe überflüssig und muss also ebenfalls der Resorption verfallen. Dass es nicht zur Umhüllung neuer Zellen verwandt wird, dafür scheint mir die lebhafte Einwanderung embryonaler Bindegewebszellen zu sprechen; die alten Zellen müssten auch, um von Neuem wandern zu können, eine so starke Rückbildung durchmachen, wie sie a priori unwahrscheinlich ist. Endlich ist noch das Aussehen des in Fig. 32 abgebildeten Phagocyten für unsere Annahme in Betracht zu ziehen. Der Phagocyt enthält in einer grossen Vacuole ein wirres Knäuel feinster Fibrillen. Dieselben scheinen allmählich aufgewickelt zu sein, in der Weise etwa, wie eine Amöbe Algenfäden aufrollt. Man könnte allerdings auch daran denken, dass Knäuel bestände aus den aufgenommenen Ausläufern einer Tracheenendzelle oder aus larvalen Nervenfasern, doch sind diese Gebilde wohl

zu zart, um die ganze zu ihrer Aufrollung benöthigte Zeit hindurch unverdaut zu bleiben.

Zuverlässigere Beobachtungen konnte ich über die Wegräumung grösserer Tracheenäste machen, da dieselben durch das Vorhandensein der spiralig verdickten Intima ohne weiteres erkennbar sind. Man sieht leicht, dass überall Phagocyten bei der Zerstörung betheiligt sind. Fig. 33 zeigt eine Trachee auf dem Querschnitt, von zwei Phagocyten umfasst, welche durch Anastomose ihrer Fortsätze einen geschlossenen Ring um dieselbe bilden. Ueber das Schicksal der mit Gewebstrümmern beladenen Fresszellen („Körnchenkugeln") giebt uns Vaney (1902) Aufschluss, indem er bemerkt, dass sie im Innern der Ganglien der Degeneration verfallen und Nährmaterial für dieselben liefern.

Zusammenfassung.

Der Uebersicht halber will ich die Hauptergebnisse in der Reihenfolge, wie sie gewonnen wurden, noch einmal kurz zusammenstellen.

1) Die Ausbildung des Centralnervensystems ist mit dem Verlassen des Eies nicht abgeschlossen, sondern es findet eine postembryonale Entwicklung statt, welche continuirlich ist bei den Formen ohne Metamorphose, sprunghaft bei den Metabolen.

2) Für die Neubildung von Ganglien sind besondere Bildungsherde vorhanden, welche aus Neuroblasten bestehen.

3) Die Entstehung der Ganglienzellen ist an zwei Theilungen geknüpft. Die erste, die Neuroblastentheilung, führt zur Bildung von zwei verschiedenen Theilproducten, von denen das eine zu einer „Ganglienmutterzelle" wird, während das andere wieder zum Neuroblasten anwächst, der von Neuem die auffallende Theilung wiederholt. Die Ganglienmutterzellen dagegen lassen durch einfache Theilung die Ganglienzellen aus sich hervorgehen.

4) Das imaginale Bindegewebe entsteht theilweise durch Vermehrung larvaler Zellen, theilweise durch Einwanderung neuer Elemente von aussen.

5) Die imaginalen Tracheen entstehen im Zusammenhang mit den larvalen, bei den metabolen Formen plötzlich, in grosser Menge, von bestimmt localisirten Bildungsherden aus.

6) Ganglienzellen, Bindegewebe und Tracheen mit provisorischem Charakter verfallen der Degeneration, theils mit, theils ohne Betheiligung von Phagocyten.

Angesichts dieser Ergebnisse können wir die bisherige Ansicht, welche nur geringfügige histologische Veränderungen annahm oder solche gänzlich ausschliessen wollte, dahin richtig stellen:

Es giebt kaum ein Organsystem der Insecten, welches eine so durchgreifende Metamorphose seiner Theile erfährt wie das nervöse Centralorgan.

Allgemeines.

Zunächst möchte ich auf ein technisches Ergebniss hinweisen, welches in seiner Anwendung vielleicht geeignet ist, andere Methoden wirksam zu unterstützen. Es knüpft sich an die Thatsache, dass die Entwicklung der nervösen Endorgane genau synchron erfolgt mit der Entstehung der dazu gehörigen Ganglien. Man kann daher für ein bekanntes Sinnesorgan durch Beobachtung der Mitosen in den Ursprungsganglien seines Nerven das noch nicht gekannte Centrum aufsuchen und sogar innerhalb dieses Centrums die Zugehörigkeit der einzelnen Zellen feststellen.

Ich will das an einem Beispiel zu erläutern versuchen. Wir sehen bei der *Culex*-Larve (Fig. 1) die neuen Ganglienzellen des 2. und 3. Complexaugenganglions immer distal auftreten, wissen daher, dass die am meisten proximal liegenden die ältesten sind. Andrerseits wurden die am meisten caudal gelegenen Einzelaugen des Complexauges am frühesten gebildet, sind also die ältesten. Damit ist aber die Zusammengehörigkeit der proximal gelegenen Ganglienzellen mit den caudal gelegenen Einzelaugen erwiesen.

Ueber die von mir angewendeten Bezeichnungen „continuirliche“ und „sprunghafte“ Entwicklung ist ferner zu sagen, dass ich sie der gebräuchlichern Ausdrucksweise „Entwicklung mit oder ohne Imaginalscheiben“ aus folgendem Grunde vorgezogen habe: Mit Imaginalscheiben hat man recht heterogene Dinge bezeichnet, nämlich einmal im Stadium einer Entwicklungspause befindliche Anlagen von Organen, welche sich gleichmässig differenziren und daher der Structur nach mit denen ohne Imaginalscheiben vollkommen übereinstimmen. Gewisse Unterschiede der äussern Form können allerdings vorkommen.

Als Beispiel führe ich die Flügelanlagen an: Ursprünglich bilden dieselben einfache Ectodermverdickungen, bei weiterer Vermehrung der Elemente jedoch erheben sie sich in Form einer Falte. Die Gestalt derselben wird lediglich durch mechanische Kräfte bedingt. Bildet

nach aussen das Vorhandensein einer starken Larvencuticula oder eines larvalen Organs ein Hinderniss, so entsteht die Falte als Einstülpung. Diesen Modus finden wir z. B. sehr deutlich ausgeprägt bei den Fühlern der Dipteren. Die Anlage der Imagofühler entsteht dort, wo die Antenne der Larve eingelenkt ist. Da sie nun von vorn herein das Lumen der Larvenantenne an Durchmesser weit übertrifft, kann sie sich auch nicht in dieses Lumen vorwölben, sondern muss als Einstülpung in das Körperinnere entstehen. Sobald jedoch die Möglichkeit der Vorwölbung nach aussen gegeben ist, sehen wir dieselbe auch erfüllt; so stecken z. B. die Anlagen der Imagobeine bei den Schmetterlingen zum Theil in dem sehr weiten Coxalglied der Pedes spurii der Raupe. Wird das äussere Hinderniss secundär aufgehoben, so wird die Einstülpung sofort zur Ausstülpung, ein rein mechanischer Vorgang, der normal bei der Verpuppung eintritt, ebenso gut aber auch künstlich hervorgerufen werden kann, und zwar selbst bei jungen Raupen. Wenn man nämlich die Larvenhaut über der Flügelanlage durchschneidet, so ist dadurch das Hinderniss beseitigt, und sofort tritt die Imaginalscheibe heraus. Auf diese Weise erklärt sich mir das Zustandekommen der mehrfach beschriebenen Fälle „vorzeitiger Entwicklung“ von Flügeln und Beinen bei Schmetterlingsraupen und Käferlarven (Zusammenstellung bei Kolbe 1903). Die natürliche Entstehung der erforderlichen Defecte ist durchaus möglich. Ich habe Hautrisse bei Raupen wiederholt bei der Häutung entstehen sehen. *Vanessa*-Raupen z. B. reissen sich nicht selten einen ganzen Dorn mit der umgebenden Haut heraus. Das Austreten der Imaginalscheiben wird dann durch die krampfhaften Contractionen beim Abstreifen der Haut noch unterstützt. Wir sehen in diesem Falle also die Entwicklung mit Imaginalscheiben nur durch gewisse secundäre Formveränderungen charakterisirt.

Ganz anderer Natur sind die Imaginalscheiben der Organe mit Gewebsmetamorphose, z. B. des Darms. Hier tritt schon embryonal eine Scheidung der Anlage in zwei Theile von verschiedener prospectiver Bedeutung ein. Der eine Theil bildet den Larvendarm, während der andere zunächst zur Imaginalscheibe des Imagodarms wird. Der Ausdruck Imaginalscheibe bezeichnet also hier nur gewisse Theile einer Organanlage, welche sich von Anfang an ungleichmässig differenzirt und dadurch in Gegensatz tritt zu den Organen ohne Imaginalscheibe.

Es bleibt noch ein Wort zu sagen über die prospective Potenz der Neuroblasten. Dass aus ihnen Ganglienzellen hervorgehen können, haben

wir gesehen, gleichzeitig aber auch erkannt, dass Ganglienzellensubstanz nicht den einzigen Inhalt derselben bildet, sondern dass noch ein heterogenes Element vorhanden ist, welches in die Bildung von Ganglienzellen nicht mit eingeht, und vermuthlich dasselbe, welches zum Schluss übrig bleibt und der Degeneration verfällt.

Suchen wir uns nun eine Vorstellung von der Art dieses zweiten, anscheinend functionslosen Bestandtheils zu machen, so kann vielleicht der Ursprung der Neuroblasten einen Anhaltspunkt geben. Die Neuroblasten des Complexaugencentrums gehen nach den übereinstimmenden Angaben der verschiedenen Autoren durch Abspaltung von der sog. „Augenplatte" hervor, einer Zellenlage, welche sich ihrerseits zu den Sehzellen des Complexauges differenzirt. Diese Sehzellen sind den sog. primären Sinneszellen zuzuzählen, d. h. es sind Elemente, welche in ihrem distalen Theile der Lichtperception, in ihrem proximalen der Reizleitung dienen. Nehmen wir nun an, die Neuroblasten seien bei ihrer Abspaltung den zu Sehzellen werdenden Elementen noch ganz gleich gewesen, so können wir die Hypothese aufstellen, die Fähigkeit jenes in den Neuroblasten latent bleibenden Bestandtheils sei die der Lichtperception und dieselbe sei nur deshalb nicht zur Ausbildung gelangt, weil die specifischen äussern Reize durch die Verlagerung ins Innere des Körpers ausgeschlossen wurden. Gelänge es also, diese fehlenden Reize künstlich herbeizuführen, etwa dadurch, dass man die Neuroblasten an die Oberfläche brächte, so müssten diese, statt Ganglienzellen zu erzeugen, lichtpercipirenden Zellen den Ursprung geben, — wenn unsere Hypothese richtig ist.

Dieses interessante Experiment scheint mir nun bereits vorzuliegen in Gestalt der Herbst'schen Regenerationsversuche an Krebsaugen. Herbst beobachtete, dass bei gewissen Crustaceen ein Auge regenerirt wird, wenn man das Auge ohne sein nervöses Centrum entfernt hatte, dass dagegen bei andern eine Antenne entstand, wenn dieses Centrum mit entfernt wurde. Dieses Verhalten könnte ausser der Herbst'schen Deutung, dass ein regulirender Reiz vom Centralnervensystem auf das Regenerat ausgeübt werde, auch zu dem Schluss berechtigen, das Material für die Regeneration selbst liege im Nervensystem.

Ich stelle mir dann vor, dass im ersten Falle die an die Oberfläche gebrachten Neuroblasten des Complexaugencentrums ihre Sehzellenpotenzen, im andern Falle die des Antennenganglions ihre „Antennenpotenzen" entfalten [1]). (Ueber die entwicklungsgeschichtlichen

1) Eine ähnliche Ansicht hat neuerdings Maas (Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte, Wiesbaden 1903) ausgesprochen,

Beziehungen zwischen Antennenganglion und Antenne ist, soviel ich weiss, noch nichts bekannt.) Die nöthige Voraussetzung für diese Annahme ist, dass solche Neuroblasten bei Crustaceen überhaupt vorkommen. Dieselbe scheint mir erfüllt durch die Angaben von Bergh (1893), welche zeigen, dass die oben beschriebenen Differenzirungsvorgänge sich bis ins Einzelne bei Krebsen wiederfinden: An der Innenseite der Neuroblasten entstehen durch perikline Theilung oder Knospung kleine Zellen mit farblosen Kernen „und dieselben Ektodermzellen wiederholen diese Proliferationsvorgänge oftmals. . . . Die innersten der kleinern Zellen sind also die aus den ersten, die äussersten die aus den letzten Knospungen hervorgegangenen Elemente. . . . . Diese kleinen Zellen theilen sich, soviel ich sehen kann, nicht weiter, und es gehen aus ihnen ohne weiteres Ganglienzellen hervor.“ Die Neuroblasten bilden „die äusserste Schicht des Körpers in der betreffenden Region und müssen aus ihnen schliesslich Epidermiszellen hervorgehen, da sich niemals ein Ueberwachsen derselben von der Seite her nachweisen lässt“. Zu erwähnen sind ferner die Angaben von McMurrich (1895) über Neuroblasten bei Isopoden und von Claus (1886), welcher das Vorkommen eines Bildungsherdes für das Complexaugencentrum von *Branchipus* beschreibt. Ueberhaupt scheinen derartige Bildungen bei den Arthropoden weit verbreitet zu sein. So gehören z. B. die sog. „Augenfalten“ hierher, welche von Carrière, Kingsley, Patten und Reichenbach bei *Astacus* und *Crangon* beschrieben werden. Wenigstens ist mir von den verschiedenen Deutungen diejenige am wahrscheinlichsten, welche aus den Augenfalten Theile des Complexaugencentrums hervorgehen lässt, namentlich scheinen hierfür die Angaben von Hatschek (1877) bei Schmetterlingen zu sprechen. Von einer ähnlichen Einstülpung bei *Peripatus* giebt Balfour (1880) an, sie liefere einen grossen Theil des Oberschlundganglions, und vergleicht dieselbe weiter mit den halbkreisförmigen Gruben, wie er sie bei Spinnen auffindet und wie sie auch für Scorpione als „Scheitelgruben“ bekannt sind (Brauer 1895).

Schliesslich haben wir Bildungsgewebe überall da, wo ein Organ sich successiv entwickelt, derart, dass gewisse Elemente bereits fertig

---

indem er es für wahrscheinlich hält, dass bei den Herbst'schen Versuchen die Regeneration des Auges von den Ganglienzellen als dem entwicklungsgeschichtlich nächst verwandten Gewebe ausgehe. Ich halte es jedoch für unwahrscheinlich, dass Ganglienzellen, welche sich normaler Weise nicht einmal mehr zu theilen vermögen, zur Regeneration befähigt sind.

differenzirt sind, während andere noch in embryonalem Zustand verharren. Hier sind also stets undifferenzirte Zellen als Grundlage für Regeneration gegeben.

Wie steht es nun aber mit Organen, deren Elemente sich nicht successiv, sondern in gleichem Tempo differenziren, wie z. B. die Zellen eines Muskels? Hier scheint ein neuer Modus dadurch gegeben zu sein, dass auf gewisse Reize hin eine Entdifferenzirung stattfindet [1]). Wie weit dieser Vorgang verbreitet ist, werden namentlich Regenerationsversuche an Erwachsenen lehren. Dass wir bei diesen keineswegs immer eine Entdifferenzirung annehmen müssen, zeigen die Untersuchungen an Planarien, bei denen die ganze Regeneration von undifferenzirten „Bildungszellen" oder „Stammzellen" des Parenchyms ausgeht. Aehnliches ist bekanntlich auch bei andern Würmern beobachtet [2]).

Von besonderm Interesse muss die Frage erscheinen, welche Bedeutung diese Bildungszellen ursprünglich für das erwachsene Thier haben. Sie als Vorrichtungen aufzufassen, welche speciell für die Regeneration, etwa durch Auslese, geschaffen seien, dazu kann ich mich nicht entschliessen. Nicht, dass ich die Wirkung der Auslese gänzlich leugnen oder auch nur gering schätzen wollte, nur glaube ich, dass dieselbe erst in zweiter Linie in Betracht kommt. Wo es sich darum handelte, in Fällen häufiger Verletzung die Regeneration zu sichern, wenn dieselbe dem Thier von Nutzen war, konnte die Selection durch Beseitigung der Untüchtigen eingreifen und bei der Häufung der Fälle sicherlich auch grosse Wirkungen erzielen, so z. B. zur Einrichtung der Autotomie führen. Wenn wir jedoch unnütze

1) Moszkowski hat in seiner Kritik der Driesch'schen organischen Regulationen (1903) die Annahme gemacht, echte Regeneration könne nur von embryonalem Gewebe ausgehen. Ob diese Behauptung in ihrer allgemeinen Form richtig ist, werden erst ausgedehnte histologische Untersuchungen darthun, ohne welche wir bei Regenerationsversuchen kaum mehr werden auskommen können.

2) Nachträglich kommt mir die schöne Arbeit von Parker (1895, The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 12) zu Gesicht, aus welcher hervorgeht, dass sich die von Bergh beschriebenen Differenzirungsvorgänge noch beim ausgebildeten Thier finden: „They occur in regions, where the ganglia are still growing . . . these structures increase by the addition of new elements even after the animal has reached maturity." Ich kann hinzufügen, dass es mir gelungen ist, bei einer Imago von *Musca vomitoria* L. (Diptera) Neuroblasten und Kerntheilungsfiguren im Oberschlundganglion aufzufinden.

oder selbst schädliche Regenerate entstehen sehen, oder wenn wir Regeneration bei Organen finden, welche in der Natur niemals verletzt werden, fällt es schwer, an Entstehung durch Auslese zu denken. Hier handelt es sich meines Erachtens um rein zufällig durch äussere Eingriffe ausgelöste Differenzirung embryonaler Bildungsherde, welche normaler Weise ihren embryonalen Charakter zu ganz andrer Function behalten haben. Diese Function zu ermitteln, wird das Thema einer gesonderten Untersuchung bilden, welche ich bereits begonnen habe.

Verzeichniss der benutzten Literatur.

Balfour, F. M. (1880), Notes on the development of the Araneina, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 20.

Brauer, A. (1895), Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Scorpions, II., in: Z. wiss. Zool., V. 59.

Bergh, R. S. (1893), Beiträge zur Embryologie der Crustaceen, in: Zool. Jahrb., V. 6, Anat.

Carrière, J. (1889), Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüssigen Crustaceen und der Arachnoiden, in: Biol. Ctrbl., V. 9.

— (1897), Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei.

Child, Ch. M. (1894), Ein bisher wenig beachtetes Sinnesorgan der Insecten mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden, in: Z. wiss. Zool., V. 58.

Claus, C. (1886), Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 6.

Hatschek, B. (1877), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren, in: Jena. Z. Naturw., V. 11.

Heider, K. (1889), Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus, Jena.

Herbst, C. (1896 u. 1899), Ueber die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen, in: Arch. Entw.-Mech., V. 2 und V. 9.

Johansen, H. (1893), Die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae, in: Zool. Jahrb., V. 6, Anat.

Kenyon, F. C. (1896), The meaning and structure of the so-called „mushroom bodies“ of the hexapod brain, in: Amer. Naturalist, V. 30.

— (1896), The brain of the bee, in: Journ. comp. Neurology, V. 6.

— (1897), The optic lobes of the bee's brain in the light of recent neurological methods, in: Amer. Naturalist, V. 31.

Kingsley, J. S. (1887), The development of the compound eye of Crangon, in: J. Morphol., V. 1.

— (1889), The development of Crangon vulgaris, 3. paper, in: Bull. Essex Inst., V. 21.

Kolbe, H. (1903), Ueber vorschnelle Entwicklung (Prothetelie) von Puppen- und Imago-Organen bei Lepidopteren- und Coleopteren-Larven, nebst Beschreibung einer abnormen Raupe des Kiefernspinners, Dendrolimus pini L., in: Allg. Z. Entom., V. 8, No. 2/3.

Korschelt, E. und Heider, K. (1890), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere.

McMurrich, J. Pl. (1895), Embryology of the Isopod Crustacea, in: J. Morph., V. 11.

Michels, H. (1880), Nervensystem von Oryctes nasicornis im Larven-, Puppen- und Käferzustand, in: Z. wiss. Zool., V. 34.

Moszkowski, M. (1903), Hans Driesch's organische Regulationen, in: Biol. Ctrbl., V. 23.

Newport, G. (1832 u. 1834), On the nervous system of Sphinx ligustri L., and on the changes which it undergoes during a part of the metamorphose of the insect, in: Phil. Trans. Roy. Soc. (London).

Patten (1888), Studies on the eyes of Arthropods, II., in: J. Morphol., V. 2.

Redikorzew (1900), Untersuchungen über den Bau der Ocellen, in: Z. wiss. Zool., V. 68.

Reichenbach, H. (1886), Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, V. 14.

Saint Rémy (1887—90), Contributions à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates, in: Arch. Zool. exp., (2) V. 5 bis.

Van Rees, J. (1889), Beiträge zur Kenntniss der innern Metamorphose von Musca vomitoria, in: Zool. Jahrb., V. 3, Anat.

Vaney, C. (1902), Contributions a l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères, in: Ann. Univ. Lyon, (Nouv. sér.) Fasc. 9.

Viallanes, H. (1882), Recherches sur l'histologie des Insectes, in: Ann. Sc. nat., Zool., (6) V. 14.

— (1884), Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. 2e Mémoire. Le ganglion optique de la Libellule (Aeschna maculatissima), ibid., (6) V. 18.

— (1885), 3e Mémoire. Le ganglion optique de quelques larves de Diptères, ibid., (6) V. 19.

— (1887), 4e Mémoire. Le cerveau de la guêpe (Vespa crabro et V. vulgaris), ibid., (7) V. 2.

— (1887), 5e Mémoire. Le cerveau du Criquet, ibid. (7), V. 4.

— (1893), 6e Mémoire. II. Aperçu général de l'organisation du système nerveux des Articulés, ibid., (7) V. 14.

— (1891), Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la mante religieuse (Mantis religiosa), ibid., (7) V. 11.

Weismann, A. (1864), Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig.

— (1866), Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Leipzig.

Wheeler, W. M. (1890), Neuroblasts of Arthropod embryos, in: J. Morphol., V. 4.

— (1894), A contribution to Insect embryology, ibid., V. 8.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnungen.

a Axencylinderfortsatz der Ganglienzelle
ap Augenplatte
b Zellen des Bildungsherdes
b1 1. Bildungsherd des Complexaugencentrums
b2 2. Bildungsherd des Complexaugencentrums
b2f Verbindungsfäden zwischen 2. Bildungsherd und 3. Complexaugenganglion
bh Bildungsherd der gestielten Körper
bz Bindegewebszellen
c Complexauge
caug1 1. } Complexaugenganglion
caug2 2. } Complexaugenganglion
caug3 3. } Complexaugenganglion
f Faserzüge der gestielten Körper
gm Ganglenmutterzellen
gz Ganglienzellen
hy Hypodermis
igz imaginale Ganglienzellen
kb Kopfblase
lgz larvale Ganglienzellen
m_1 Mitose der Neuroblasten
m_2 Mitose der Ganglienmutterzelle
mu Anlage der Mundwerkzeuge
nant Antennennerv
nb Neuroblast
np Neuropil
oe Oesophagus
ph Phagocyt
pn Perineurium
tr Trachee
trbz Tracheenbildungszellen.

Tafel 8.

Fig. 1. Frontalschnitt durch das Complexaugencentrum einer Larve von *Culex pipiens* L. im letzten Larvenstadium, rechte Seite. 280:1.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch den 1. Bildungsherd des Complexaugencentrums einer Larve von *Culex pipiens* L. im letzten Larvenstadium. 350:1.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch den 2. Bildungsherd desselben. 350:1.

Fig. 4. Schiefer Schnitt in der Richtung der Verbindungsfäden b_2f durch das Complexaugencentrum einer Larve von *Culex pipiens* L. im letzten Larvenstadium, rechte Seite. 280:1.

Fig. 5. Aus einem Frontalschnitt durch das Complexaugencentrum einer alten Larve von *Aeschna sp.* 600:1.

Fig. 6. Aus einem Frontalschnitt durch das Complexaugencentrum einer jungen *Machilis polypoda* Ltr. 600:1.

Fig. 7. Frontalschnitt durch die Kopfblase mit dem Oberschlundganglion einer Arbeiter-Pronymphe von *Formica gagates* Ltr.

Fig. 8. Aus einem Sagittalschnitt durch den Lobus olfactorius einer Larve von *Culex pipiens* L. im letzten Larvenstadium. 600:1.

Fig. 9—13. Aus Sagittalschnitten durch das Oberschlundganglion einer Larve von *Culex pipiens* L. im letzten Larvenstadium. 600:1.

Fig. 14—19. Aus Frontalschnitten durch die Bildungsherde der gestielten Körper einer Arbeiter-Pronymphe von *Formica gagates* Ltr. 1200:1.

Fig. 20. Aus einem Frontalschnitt durch das Unterschlundganglion einer Larve von *Vespa crabro* L. vor der Verpuppung. 600:1.

Fig. 21—23. Aus einem Frontalschnitt durch das Unterschlundganglion einer frischen Puppe von *Vespa crabro* L. 600:1.

Fig. 24. Sagittalschnitt durch das Oberschlundganglion mit Lobus olfactorius einer Larve von *Culex pipiens* L. vor der Verpuppung. 280:1.

Fig. 25. Aus einem Frontalschnitt durch den Thorax einer Larve von *Culex pipiens* L. kurz vor der Verpuppung. 480:1.

Fig. 26. Aus einem Frontalschnitt durch das Complexauge und Complexaugencentrum einer Larve von *Culex pipiens* L. kurz vor der Verpuppung, halbschematisch, der wesentliche Theil ausgeführt. 480:1.

Fig. 27. Aus einem Sagittalschnitt durch die Austrittsstelle des Antennennerven einer frischen Puppe von *Culex pipiens* L. Bei * die Grenze zwischen Nervenfasern und Neuropil. 240:1.

Fig. 28. Aus einem Frontalschnitt durch das Unterschlundganglion einer frischen Puppe von *Vespa crabro* L. 900:1.

Fig. 29. Aus einem Frontalschnitt durch den Thorax einer Larve von *Culex pipiens* L. kurz vor der Verpuppung. 750:1.

Fig. 30. Sagittalschnitt durch das Complexaugencentrum einer Larve von *Culex pipiens* L. kurz vor der Verpuppung, halbschematisch, der wesentliche Theil ausgeführt. 240:1.

Fig. 31. Aus einem Frontalschnitt durch das Oberschlundganglion einer zur Verpuppung aufgehängten Raupe von *Vanessa urticae* L. Bei * Chromatinreste larvaler Ganglienzellen, durchwachsen von imaginalen Nervenfasern. 300:1.

Fig. 32 und 33. Aus einem Frontalschnitt durch das Unterschlundganglion einer frischen Puppe von *Vespa crabro* L. 900:1.

Berichtigungen:

Seite 133 Zeile 5 von unten lies Bildungszellen statt Bildungsstellen

Seite 134 Zeile 12 von unten lies Den statt Der

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen.

Von

N. Livanow.

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität zu Kasan.)

Hierzu Tafel 9—11.

II. Das Nervensystem des vordern Körperendes und seine Metamerie.

Bekanntlich befinden sich die auf typische Weise entwickelten Somite nur im Mittelkörper der Hirudineen. In der Nähe der beiden Körperenden werden die Somite sowohl in der Grösse der Ringe als auch in der Zahl der letztern reducirt. Wie beeinflusst nun eine solche Reduction den Bau des Neurosomits, und welche Resultate erhalten wir in Bezug auf die Metamerie des Körperendes, wenn wir das Nervensystem desselben dieser Untersuchung zu Grunde legen? Das ist die Aufgabe, an welche wir jetzt herantreten können, nachdem wir in unsrer vorhergehenden Mittheilung (1903) das Verhalten des typischen Neurosomits ausführlich besprochen haben. Eine derartige Wiederaufnahme der Untersuchungen über das Nervensystem des vordern Körperendes erscheint jedenfalls wünschenswerth, wenn wir die Unvollkommenheit der Angaben darüber in Betracht ziehen.

Die Präclitellarsomite von *Hirudo medicinalis*.

Das 1. reducirte Somit von *Hirudo* ist das 2. Präclitellarsomit, welches vom 2. gewöhnlichen Bauchganglion innervirt wird (Taf. 10, Fig. 18). Sein 5., 4. und 3. Ring sind ganz normal, an Stelle aber des 2. und 1. Ringes ist nur ein Ring vorhanden, welcher jedoch diejenigen Abschnitte des Nervensystems enthält, die im gewöhnlichen Neurosomit den 2 vordern Ringen angehören. In der hintern Hälfte dieses Ringes ist ein typischer vorderer Ringnerv eingelagert, welcher gut entwickelt erscheint, während in der vordern Hälfte sich die Zellkerne der Längsmuskelstränge befinden, wodurch sich der 1. Ring

des gewöhnlichen Mittelkörpersomits auszeichnet. Der Reichthum an Sinnesknospen im Integument weist auch darauf hin, dass wir hier einen Ring haben, der nicht auf Kosten eines einzigen, sondern einiger Ringe gebildet wird.

Das bezeichnete Somit stellt das 1. vor, in welchem sich schon Nephridien befinden, und die Nephridialöffnungen liegen hier gleich vor der Furche zwischen dem 1. und 2. Ring.

Als ein weiterer Schritt auf dem Reductionsweg erscheint das 1. Präclitellarsomit, welches vom 1. Bauchganglion innervirt wird (Taf. 10, Fig. 18).

Während das eben beschriebene Somit von 4 Ringen gebildet war, enthält das in Rede stehende nur 3 Ringe, von welchen der mittlere sowohl seinem Innervationscharakter nach als auch durch die Anwesenheit von Sensillen einem 3. Ring des gewöhnlichen Somits entspricht. Der vordere Ring ist demjenigen des vorher beschriebenen Somits ähnlich, d. h. er entspricht dem mit einander verschmolzenen 1. und 2. Ring eines gewöhnlichen Somits. Der hintere Ring wird auf Kosten des 4. und 5. Ringes des gewöhnlichen Somits gebildet, worin ein Unterschied vom folgenden Somit zu sehen ist, wo diese Ringe noch unreducirt erscheinen. Im hintern Abschnitt des 3. Ringes des in Rede stehenden Somits sehen wir einen für den 5. Ring des gewöhnlichen Somits charakteristischen Nervenzweig, welcher den grossen Nervenschlauch für die ventralen Längsmuskelstränge enthält. In seinem vordern Abschnitt liegen der hintere Ringnerv und die Nervenschlinge für den äussern paramedianen ventralen Strang, was im gewöhnlichen Somit dem 4. Ring eigen ist.

Eine geringe Abweichung vom typischen Bau des Nervensystems, ausschliesslich durch die Lage des Somits bedingt, kann man darin sehen, dass die Nervenschlinge des 4. Ringes sich hier nicht unmittelbar vom hintern Ringnerven abtrennt. Anfangs giebt der letztere einen Nervenzweig, welcher die grossen Nervenschläuche sowohl für die Nervenschlinge als auch für den Zweig des 5. Ringes enthält; darauf theilt sich dieser Nervenzweig in 2 Aeste, von welchen der hintere zum hintern Abschnitt seines Ringes zieht, während der vordere, sich dichotomisch verzweigend, eine Nervenschlinge für den äussern paramedianen ventralen Längsmuskelstrang bildet. Ihre Nervenzelle liegt fast an der Verzweigungsstelle.

Mit dem beschriebenen Somit beginnt derjenige Körperabschnitt von *Hirudo*, welchen Apáthy (1888) als „Clitellarregion“ bezeichnet und dessen Innervation von den vordersten Bauchganglien versorgt

wird. Diese Körperregion ist äusserlich von einigen Autoren (Whitman, 1886, Apáthy, 1888, u. A.) genügend studirt worden, nur bedürfen diese Beschreibungen in Bezug auf die Abgrenzung der Somite einer Correctur. Es beginnen die Nephridialöffnungen bei *Hirudo medicinalis* vom 2. Somit des Präclitellums und fehlen dem 1. Somit ganz.

Alle Ringe, welche vor den Präclitellarsomiten liegen, fasst Apáthy (1888) unter der Bezeichnung „Kopfregion" zusammen. Das Centralnervensystem dieses Körperabschnitts wird gebildet von der Unter- und Oberschlundganglienmasse.

Die Unterschlundganglienmasse der Gnathobdelliden.

Unmittelbar unter dem Anfangsabschnitt des Darmcanals liegend, stellt die Unterschlundganglienmasse ein verlängertes Oval vor, welches von vorn zu beiden Seiten je ein Connectiv, das Schlundconnectiv, zur Oberschlundganglienmasse abgiebt (Taf. 9, Fig. 1). Ihr innerer Abschnitt ist von Nervenfasern erfüllt, während Ganglienzellenpackete die letztern an der Peripherie bedecken (Taf. 9, Fig. 2, 4 und 6). Eine unmittelbare Fortsetzung der Connectivstämme und des Faivre-schen Mediannerven bildend, bewahrt die Centralfasermasse die Individualität der letztern in der ganzen Unterschlundganglienmasse. Doch kommt die Verbindung zwischen ihnen durch Bildung einer ansehnlichen Zahl von Quernervenbündeln zu Stande, welche paarweise gruppirt sind (Taf. 9, Fig. 4). Vom Hinterende der Unterschlundganglienmasse beginnend, sehen wir zuerst das 1. Querbündelpaar, darauf einen Hohlraum, wo letztere fehlen, dann das 2. Querbündelpaar und den 2. Hohlraum und zuletzt das 3. Querbündelpaar und den 3. Hohlraum. Das 4. Querbündelpaar ist seitlich stark ausgezogen und dem gemäss in der Längsrichtung des Körpers verkürzt, da die Connectivstämme hier schon zu den Schlundconnectiven seitwärts abweichen. Die Individualität der beiden Querbündel, welche nach unten durch eine kleine Furche getrennt sind, ist oben schon ganz verwischt, und beide Querbündel erscheinen als ein mächtiger Querstrang von Nervenfasern.

Die Beziehungen der Glia- und Neurilemmhüllen zur Centralfasermasse sind auf typische Weise ausgebildet. Unter jedem Nervenquerbündel befindet sich in der ventralen Medianrinne je eine Gliazelle („mediane Sternzelle" Apáthy's, 1897), also in der ganzen Unterschlundganglienmasse 8 solche Zellen, welche 4 den Querbündeln entsprechende Paare bilden (Taf. 9, Fig. 2).

Diese Gruppirung der Nervenquerbündel und der Gliazellen weist darauf hin, dass die Unterschlundganglienmasse durch Vereinigung von 4 einfachen Bauchganglien zu Stande kommt. Jeder Abschnitt der Centralfasermasse, der sich durch 2 einander genäherte Querbündel auszeichnet und von 2 entsprechenden Gliazellen versorgt wird, erinnert seinem Bau nach an die Centralfasermasse eines gewöhnlichen Bauchganglions.

Ausserdem finden wir in der Unterschlundganglienmasse auch Gliazellen, welche den Connectivzellen entsprechen (Taf. 9, Fig. 2). Ihrem Aussehen nach sind sie von den eben beschriebenen Gliazellen fast nicht zu unterscheiden. An der Ventralseite jedes Connectivstammes peripher gelegen, geben sie zahlreiche Fortsätze in letztern ab, worin ein Unterschied zwischen ihnen und den gewöhnlichen Connectivzellen besteht, welch letztere in der Mitte des Connectivstammes eingelagert sind. Dieser Unterschied wird wahrscheinlich durch den Bau der Connective der Unterschlundganglienmasse bedingt. Da die Connective ausserordentlich verkürzt sind, so entfernen sich die Connectivzellen vom Centrum zur Peripherie. Ein Paar solcher Zellen befindet sich zwischen denjenigen Theilen der Centralfasermasse, welche dem 4. und 3. gewöhnlichen Ganglion entsprechen; ein anderes Paar liegt zwischen den dem 3. und 2. Ganglion entsprechenden Abschnitten. Ein Paar solcher Zellen, welches sich zwischen den dem 2. und 1. Ganglion entsprechenden Abschnitten befinden sollte, ist längs der Connectivstämme ein wenig nach vorn gerückt und liegt letztern seitlich zwischen den obern Abschnitten der 2 vordern Seitenganglienzellenpackete an.

Der Faivre'sche Mediannerv verläuft durch die ganze Unterschlundganglienmasse und verliert seine Selbständigkeit nur an den Stellen der Nervenquerbündel. Nach seinem Austritt aus dem vordersten Querbündel theilt er sich in zwei Hälften, von welchen die eine sich mit dem rechten Schlundconnectiv, die andere mit dem linken vereinigt. Als Resultat eines solchen Verlaufs der Mediannervenfasern erscheint ein besonderes Nervenquerbündel, welches die vordere Grenze der Centralfasermasse bildet (Taf. 9, Fig. 4). Diese Beziehungen sind durch eine locale Besonderheit im Bau des Nervensystems, nämlich durch Bildung eines Schlundrings, bedingt. Das bezeichnete vordere Querbündel enthält ausser den Nervenfasern vom Faivre'schen Nerven noch die Fasern, welche nicht in unmittelbarer Verbindung mit letzterm stehen, jedoch die Mächtigkeit dieses Nervenquerbündels sehr verstärken, was vielleicht eine Folge von secundären Bildungsvorgängen ist.

Im bezeichneten Querbündel liegt unten je eine Gliazelle beiderseits von der Medianlinie. Sie stellen wahrscheinlich ein wenig weggerückte Gliazellen der Schlundconnective vor, welche den oben beschriebenen Connectivzellen der Unterschlundganglienmasse ähnlich sind.

Die Ganglienzellenpackete bedecken von allen Seiten die Centralfasermasse der Unterschlundganglienmasse, ausgenommen die schon erwähnte vordere Oberfläche und die schmale dorsale Medianrinne (Taf. 9, Fig. 1). In der letztern befinden sich die in der Neurilemmscheide eingelagerten 8 Muskelzellen. Sie liegen paarig, und zwar jederseits von der Medianlinie gleich über den 4 Complexen der Nervenquerbündel. Diese metamere Wiederholung der Muskelzellen, von denen im gewöhnlichen Bauchganglion nur ein Paar vorhanden ist, weist auf die Bildung der Unterschlundganglienmasse durch Verschmelzung von 4 gewöhnlichen Bauchganglien hin.

Die Ganglienzellenpackete theilen sich ihrer Lage nach in ventrale mediane und seitliche Packete, welch letztere sich theilweise auch auf die Dorsalseite ausdehnen. Die 8 Medianpackete bilden ihrer Form nach Rechtecke mit abgerundeten Winkeln (Taf. 9, Fig. 3 und 4). Die hintersten Rechtecke sind etwas verlängert, während die vordersten etwas verbreitert sind. Sie liegen paarweise, symmetrisch jederseits von der Medianlinie, wobei jedes Paar dem Complex von 2 einander genäherten Nervenquerbündeln entspricht.

Jedes Medianganglienzellenpacket grenzt lateral an 2 Seitenpackete, d. h. wir haben also in der ganzen Unterschlundganglienmasse 16 Seitenpackete (Taf. 9, Fig. 1 u. 5). Von ihnen erscheint das hinterste als ein gewöhnliches hinteres Seitenpacket des Bauchganglions, während die übrigen bandartig verlängert sind, da sie sehr eng an einander liegen. Dorsalwärts findet eine fast directe Berührung dieser Packete statt. Infolge des Abgangs der Schlundconnective haben die 2 vordern Seitenpackete eine besondere Form. Das hintere von beiden stellt ein Dreieck dar, welches mit seiner Spitze dem vordern Medianpacket zugewandt ist, während die Basis der Dorsalseite zugekehrt ist. Das vordere von den in Rede stehenden Packeten steigt seitlich am Connectiv auf und erinnert in seiner Form an ein Oval, welches von vorn und seitlich dem vordern Medianpacket anliegt.

Man sieht also, dass einem jeden Abschnitt der centralen Nervenfasermasse, der 2 einander genäherte Nervenquerbündel enthält, 2 Median- und 4 Seitenpackete von Ganglienzellen entsprechen, d. h. ein Complex, der dem gewöhnlichen Bauchganglion völlig gleich ist. Die Lage der Seitenpackete ist in beiden Fällen fast identisch, dagegen

ist ein Unterschied in den Beziehungen der Medianpackete vorhanden. Letztere liegen im gewöhnlichen Bauchganglion hinter einander, während sie sich in der Unterschlundganglienmasse symmetrisch jederseits von der Medianlinie anordnen.

S. Apáthy (1897) schreibt: „Mit dem vorderen Medianpacket ist ursprünglich das hintere Medianpacket symmetrisch; beide werden secundär in das Mittelfeld verschoben." Folglich erscheint seiner Meinung nach die Lage der Medianpackete der Unterschlundganglienmasse als eine ursprünglichere. Doch kann man mit gleicher Wahrscheinlichkeit annehmen, dass hier eine Abweichung von der ursprünglichen Lage der Medianpackete hinter einander auf der Medianlinie existirt. Eine solche Veränderung kann durch locale Ursachen bedingt sein, nämlich durch das Auseinanderweichen der Schlundconnective und durch die damit verbundene Verkürzung und Verbreiterung des einem jeden Ganglion entsprechenden Complexes. Wenden wir uns behufs Lösung dieser Frage zu Thatsachen. In der Unterschlundganglienmasse ist folgende Abweichung vom oben beschriebenen Typus oft zu beobachten — die 2 hintern Medianpackete sind in Bezug auf die Medianlinie unsymmetrisch gelegen und zwar unter einem mehr oder minder ausgesprochenen Winkel, wobei das vordere und hintere Medianpacket bereits nicht mehr unterscheidbar sind. Die Fortsätze der Ganglienzellen dieser auf typische Weise geordneten Medianpackete des hintern Paares dringen jedoch in die Centralfasermasse nicht symmetrisch rechts und links von der Medianlinie ein, sondern die Fortsätze des einen Packets treten in die Centralmasse nahe beim hintern Nervenquerbündel ein, während die Fortsätze des zweiten nahe beim vorhergehenden Querbündel eindringen (Taf. 9, Fig. 6). Dasselbe sehen wir auch beim vorletzten Paar der Medianpackete; ebensolche Beziehungen sind im folgenden Paar schon schwach ausgeprägt, und in den 2 vordern Medianpacketen sind sie ganz verwischt, weil die Connective hier aus einander weichen und beide Querbündel verschmolzen sind. Das Eindringen der Fortsätze des einen Ganglienzellenpackets in die Centralfasermasse nahe dem hintern Querbündel, des andern nahe dem vordern weist ganz bestimmt auf eine secundäre Drehung der Medianpackete und eine darauf erfolgte symmetrische Anordnung jederseits von der Medianlinie hin. Diese Thatsache ist in Bezug auf die ursprüngliche Lage der Medianpackete im Ganglion überhaupt als entscheidend zu betrachten, da der Schwerpunkt dieser Frage nicht in der Anordnung der Ganglienzellen selbst, sondern viel eher im Verlauf ihrer Fortsätze

liegt. Die Ganglienzellen, deren Fortsätze zum System des hintern Querbündels gehören, bilden auf solche Weise eine Gruppe, die von der andern Gruppe, deren Fortsätze zum System des vordern Querbündels gehören, verschieden ist. Wenn nun alles so, wie Apáthy (1897) es annimmt, wäre, so müssten auch die Fortsätze der Ganglienzellen eine symmetrische Gruppirung beiderseits von der Medianlinie haben, nicht aber in der Längsrichtung des Körpers im Ganglion angeordnet sein. Die Lage der Ganglienzellen des vordern und hintern Medianpackets symmetrisch zur dazwischen liegenden Querebene ist folglich als ursprüngliche Erscheinung aufzufassen. Die Ganglienzellen in den Medianpacketen selbst sind auch symmetrisch rechts und links von der Medianlinie angeordnet; doch haben wir keinen Grund, diese Symmetrie als eine secundäre Erscheinung zu betrachten. Sie ist, ähnlich der eben beschriebenen, als ursprünglich aufzufassen.

Zum Schluss der Beschreibung der Unterschlundganglienmasse von *Hirudo medicinalis* wäre noch zu erwähnen, dass sie jederseits je 5 Paar Nerven absendet (Taf. 9, Fig. 1 u. 5; Taf. 10, Fig. 18). Der 4. und 5. Nerv (von vorn gerechnet) durchdringen die 2 hintern Seitenpackete auf die für den hintern und vordern Nerven des Bauchganglions typische Weise. Der 2. und 3. Nerv sind ebenso einander genähert, doch hier existirt schon eine scharfe Abweichung vom Typus des gewöhnlichen Bauchganglions. Der 3., sehr mächtige Nerv tritt unten zwischen dem 5. und 6. (von vorn gerechnet) Seitenpacket aus, der 2. aber ist schwach entwickelt und drückt sich bei seiner Abtheilung in das 5. Seitenpacket von vorn ein. Ganz eigenartig erscheint der 1. Nerv der Unterschlundganglienmasse. Er ist sehr mächtig entwickelt und durch Vereinigung von 2 Wurzeln gebildet. Die hintere von ihnen tritt von unten zwischen dem 3. und 4. Seitenpacket und ebenso die vordere zwischen dem 1. und 2. aus.

In der Literatur sind, abgesehen von den Retzius'schen histologischen Angaben, Beschreibungen und Abbildungen der Unterschlundganglienmasse von *Hirudo* vorhanden, welche F. Leydig (1864) und E. Hermann (1875) geliefert haben. Die Angaben der beiden letztern Autoren, welche in allen modernen Lehrbüchern (Lang, Leuckart, Perrier etc.) citirt werden, sind in einigen Beziehungen fehlerhaft.

Während Leydig (1864) die Abtrennung der Nerven richtig abbildet, stellt er die Fasermasse und die Ganglienzellenpackete falsch dar, wobei seine Abbildungen (fig. 1 u. 5, tab. 2) in letzterer Hinsicht mit einander nicht übereinstimmen. Die von R. Leuckart (1894)

gegebene Abbildung unterscheidet sich ausserdem noch von ihrem LEYDIG'schen Original. Am wenigsten fehlerhaft erscheint bei LEYDIG die fig. 5, tab. 2, wo man das 1., obgleich unklar gezeichnete Seitenpacket dennoch unterscheiden kann. Ihr Hauptfehler besteht darin, dass anstatt des 3. und 4. Seitenpackets, wie man auf Grund des Nervenaustritts schliessen kann, ein einziges grosses Ganglienzellenpacket abgebildet ist.

E. HERMANN (1875) giebt gute Abbildungen von Frontalschnitten (fig. 35 u. 36, tab. 16), aber seine Beschreibung und seine Abbildungen der Unterschlundganglienmasse in toto (fig. 4, tab. 2) sind ganz unrichtig. Er zeichnet jederseits 5 Seitenpackete, wobei alle von ihnen abgehenden Nerven nach hinten gerückt erscheinen. In der Beschreibung dieser Nerven begeht HERMANN den Fehler, dass er beide Wurzeln des vordern Nerven für 2 ganz unabhängige Nerven hält, während er den 2. Nerv selbst gar nicht bemerkt hat. Auf solche Weise bildet er jederseits 5 Nerven ab, von welchen die 2 vordern sowie die 2 hintern einander genähert erscheinen, während der mittlere einzeln verläuft.

Es sei noch erwähnt, dass W. VIGNAL (1883) in der Unterschlundganglienmasse nur 3 Nerven jederseits gesehen hat. G. RETZIUS (1891) spricht die ganz richtige Ansicht aus, dass die Unterschlundganglienmasse mindestens von 4 gewöhnlichen Ganglien gebildet wird.

Der andere Vertreter unserer Hirudiniden, *Haemopis sanguisuga* BERGM. (*Aulastoma gulo* M.-T.) weicht im Bau der Unterschlundganglienmasse nur sehr wenig von *Hirudo* ab. Ein Unterschied besteht nur in zweifacher Beziehung. Erstens, wie ich schon erwähnte, liegen die 2 hintersten Medianpackete der Ganglienzellen bei *Hirudo* zuweilen nicht symmetrisch jederseits von der Medianlinie, sondern unter einem gewissen Winkel zu einander. Bei *Haemopis* sehen wir noch ursprünglichere Beziehungen, nämlich die 2 hintern Medianpackete ordnen sich hinter einander an, d. h. das hinterste Ganglion, welches an der Zusammensetzung der Unterschlundganglienmasse Theil nimmt, zeigt hier jene secundäre Verrückung der Medianpackete gar nicht und unterscheidet sich also in seinem Bau von einem gewöhnlichen Bauchganglion nicht.

Eine andere Thatsache, wodurch *Haemopis* von *Hirudo* abweicht, stellt der Nervenaustritt aus der Unterschlundganglienmasse dar. Die 2 Wurzeln des vordersten Nerven, welche bei *Hirudo* gleich nach ihrem Austritt verschmelzen, behalten ihre Selbständigkeit bei *Haemopis* viel weiter bei und vereinigen sich, nachdem sie eine gewisse Strecke ausserhalb der Unterschlundganglienmasse verlaufen sind. Das weist

darauf hin, dass der vorderste Nerv durch Vereinigung von 2 ursprünglich von einander unabhängigen Nerven entstanden sein muss. Der folgende, bei *Hirudo* schon schwach entwickelte Nerv der Unterschlundganglienmasse fehlt bei *Haemopis* als selbständige Bildung ganz, der 3. Nerv aber giebt einen Nervenzweig zur Dorsalseite bald nach seinem Austritt ab, d. h. der 2. und der 3. Nerv sind bei ihrem Austritt vereinigt, und die Individualisirung geschieht erst im weitern Verlauf. Gewöhnlich treten der 4. und 5. Nerv von *Haemopis*, ebenso zu einem mächtigen Nerven vereinigt, aus und theilen sich erst ein wenig weiter. Doch kann man einem andern Fall begegnen, welcher als Uebergangsstadium zu den 2 ganz unabhängigen Nerven betrachtet werden kann; zuweilen trennt sich dieser Nerv von der Unterschlundganglienmasse mit 2 Wurzeln ab, welche sich bald darauf vereinigen.

R. Leuckart (1894) sagt, dass er in der Unterschlundganglienmasse von *Haemopis* 5 Complexe, von denen jedes einem gewöhnlichen Bauchganglion entspricht, gezählt habe, wobei es ihm schien, „als wenn auch die Ganglien einzeln auf die Hälfte der frühern Zusammensetzung reducirt waren". Diese Bemerkung giebt uns einen gewissen Anhaltspunkt zur Erklärung von Leuckart's Fehler. Das vorderste Seitenpacket, wie es schon beschrieben worden ist, erhebt sich vom vordern Medianpacket, auf dem Schlundconnectiv liegend, nach oben, und man kann dieses Seitenpacket für ein medianes ansehen. Auf solche Weise sehen wir, dass vor dem hintersten, klar ausgeprägten Ganglion der Unterschlundganglienmasse noch 4 Paar Medianpackete (nicht aber 3, wie thatsächlich) und 5 Paar Seitenpackete liegen, d. h. als ob ein jedes von den 3 Ganglien aus einem Complex von 2 Median- und 2 Seitenpacketen bestehe. Die von uns gelieferten Angaben über den Bau der Unterschlundganglienmasse schliessen jede Möglichkeit, die Frage anders zu erledigen, aus.

Die Unterschlundganglienmasse von *Herpobdella octoculata* Bergm. und *H. atomaria* Carena weist auf den ersten Blick ein ganz anderes Bild auf als das für die Hirudiniden beschriebene. Sie ist von C. Bristol (1898) für *Herpobdella* (*Nephelis*) *lateralis* Say so gut dargestellt und abgebildet, dass hier eine volle Beschreibung unnöthig erscheint. Recht gut ist auch die viel ältere Abbildung von F. Leydig (1864) für *Herpobdella octoculata* (*Nephelis vulgaris* Müll., nach Leydig). Daher will ich mich nur auf die Darstellung der Divergenzen zwischen meinen Beobachtungen und denjenigen Bristol's beschränken.

In den Abbildungen dieses Autors finden wir eine Asymmetrie in der Lage der medianen Ganglienzellenpackete verzeichnet. Dieselbe ist vielleicht thatsächlich bei *Herpobdella lateralis* vorhanden, existirt jedoch bei unsern Herpobdellen nicht. Die letztern sind in dieser Beziehung der *Haemopis sanguisuga* ähnlich; wir sehen nämlich bei ihnen, dass die 2 hintersten Medianpackete hinter einander angeordnet sind, wie es dem gewöhnlichen Bauchganglion eigen ist, während die übrigen 3 Paar Medianpackete streng symmetrisch rechts und links von der Medianlinie liegen. F. Leydig (1864) bildet alle 4 Paar in streng symmetrischer Lage jederseits von der Medianlinie ab. Etwas Aehnliches konnte ich nicht beobachten. Ebenso symmetrisch von der Medianlinie liegt ein Paar Ganglienzellenpackete, welches sich vor den vordersten Medianpacketen befindet und von Bristol zu den letztern gerechnet ist. In Analogie mit den Hirudiniden halte ich jedoch diese Packete für die vordersten Seitenpackete. Bei den Hirudiniden erscheint ihre Zugehörigkeit zu den letztern klar ausgeprägt, während bei den Herpobdelliden dieses sowohl durch die etwa birnförmige Gestalt und den mindern Umfang der Packete als auch durch die mächtige Entwicklung der Centralfasermasse unklar wird. Die Unnatürlichkeit einer solchen Deutung, wie sie hier Bristol giebt, ist noch daraus ersichtlich, dass man die einen viel höher liegenden Complex bildenden 3 Ganglienzellenpackete, welche schon der Oberschlundganglienmasse zuzuzählen sind, von einander trennen muss. Auf solche Weise ist die Unterschlundganglienmasse auch bei den Herpobdellen durch Vereinigung von 4 gewöhnlichen Bauchganglien zu Stande gekommen, was mir bei den Hirudiniden eine allgemeine Regel zu sein scheint. Es sei ausserdem bemerkt, dass der hinterste Nerv der Unterschlundganglienmasse der Herpobdellen 2 Wurzeln besitzt; folglich entspricht er 2 verschmolzenen Nerven des hintersten Ganglions in der Unterschlundganglienmasse. Dasselbe kann man auch am vorhergehenden Nerven beobachten, d. h. hier sind die Thatsachen so, wie es für *Haemopis* beschrieben worden ist.

Alles in Bezug auf die Unterschlundganglienmasse Bekannte zusammenfassend, können wir sagen, dass ihre Hauptcharaktere allen von uns untersuchten Gnathobdelliden durchweg gemein sind, die Details jedoch bei den verschiedenen Formen leicht variiren können.

Wenden wir uns nun zum peripheren Theil des Nervensystems der Kopfregion, der vom eben besprochenen centralen Abschnitt seinen Ursprung nimmt.

Die Innervation der zwei hintersten Somite in der Kopfregion von Hirudo medicinalis.

Seinen Beziehungen nach stellt der 4. und 5. Nerv der Unterschlundganglienmasse eine gewisse Einheit dar. Sie innerviren die 3 hintersten Ringe der Kopfregion, sich auf diese streng beschränkend (Taf. 10, Fig. 18 u. 19).

Beide Nerven verlaufen nach ihrem Austritt im innern Mesenchym nach vorn und ein wenig lateralwärts. Der 5. Nerv theilt sich bald darauf in 2 Zweige, von welchen der eine, bogenförmig hinziehend, mit dem 4. Nerven verschmilzt, der andere aber sich nach oben erhebt, um einen typischen Dorsalnerven zu bilden.

Der Nerv, welcher aus der Vereinigung des 4. mit einem Theil des 5. entsteht, verläuft im innern Mesenchym des Kopfes ventral und theilt sich nicht weit vor dem intermediären ventralen Längsmuskelstrang in 2 Aeste. Vor dieser Theilung giebt er einen ansehnlichen Nervenzweig zur Innervation des ventralen Medianabschnitts der 3 entsprechenden Ringe ab. Die nach der beschriebenen Theilung sich bildenden 2 Nervenzweige versorgen mit ihren Aesten der eine den hintern von den 3 Ringen, der andere die beiden vordern.

Seiner Innervation nach ist der hinterste Ring dem oben beschriebenen 3. Ringe des 1. Präclitellarsomits ähnlich, d. h. er wird durch Verschmelzung des 4. und 5. Ringes des typischen Somits gebildet, folglich stellt der zu ihm gelangende Nervenzweig nichts anderes dar als einen hintern Ringnerven des Somits. Er liefert die Nervenschlinge für den äussern paramedianen Längsmuskelstrang und giebt den Zweig zu den ventralen Längssträngen, der den grossen Nervenschlauch enthält.

Zu den 2 vom vordern Nervenzweig innervirten Ringen uns wendend (Taf. 10, Fig. 19), bemerken wir, dass der vorderste von ihnen sehr schwach ausgeprägt ist und in seinem ventralen Abschnitt mit dem folgenden zuweilen ganz verschmolzen erscheint. Doch ist seine Innervation eine ähnliche, wie es für den 1. Ring des 1. Präclitellarsomits beschrieben worden ist, d. h. er wird durch Verschmelzung des 1. und 2. Ringes eines gewöhnlichen Somits gebildet, und sein Nerv stellt den vordern Ringnerven des Somits dar.

Der mittlere von den 3 bezeichneten Ringen ist, wie aus diesen Thatsachen folgt, mit dem 3. Ringe des gewöhnlichen Somits identisch, und wir entdecken in seinem Integument die dem 3. Ringe angehörigen Sensillen ventral — auf der äussern paramedianen, der intermediären

und der äussern paramarginalen, dorsal — auf der innern und der äussern paramarginalen und der innern paramedianen Linie. Die Sensillen auf der intermediären dorsalen Linie zeigen eine besondere Entwicklung. Sie bilden nämlich das 5. Augenpaar von *Hirudo*, wobei keine Veränderung an der Nervenknospe in der Sensille zu bemerken ist, eine Complication aber sowohl in Vermehrung der Retinazellen als auch in der Ausbildung des Pigmentbechers sich ausprägt. Die Dorsalseite des bezeichneten Ringes zwischen der intermediären und der medianen Linie des Körpers, einschliesslich das Auge, erhält ihre Nervenzweige vom oben erwähnten Dorsalnerven, welcher vom 5. Nerven der Unterschlundganglienmasse abstammt. Die Sensillen auf beiden paramarginalen dorsalen Linien sind von einem Zweige des vordern Ringnerven der 3 in Rede stehenden Ringe innervirt. Dieser Zweig theilt sich unweit vom innern ventralen Längsmuskelstrang ab. Die intermediäre ventrale Sensille wird gewöhnlich von einem besondern Zweig desselben Nervenasts versorgt. Folglich existirt hier ein, obgleich schwach ausgebildeter, ventraler Sensitivnerv des Somits.

Auf solche Weise stellen die 3 hintersten Ringe der Kopfregion von Hirudo ein Somit dar, welches auf 3 Ringe reducirt ist. Sein Nervensystem wird central vom hintersten, dem gewöhnlichen Ganglion entsprechenden Complex in der Unterschlundganglienmasse und peripher von 2, resp. vordern und hintern Ringnerven gebildet. Der hintere Ringnerv verschmilzt auf einer geringen Strecke mit dem vordern, wie es für *Haemopis* noch viel schärfer ausgeprägt ist; der vordere Ringnerv giebt einen geringen ventralen Sensitivnerven ab, worin allein die Reduction des Neurosomits zum Ausdruck gelangt.

Der 3. Nerv der Unterschlundganglienmasse von *Hirudo* versorgt mit seinen Nervenzweigen nur 2 nach vorn von den eben beschriebenen gelegene Ringe der Kopfregion, wodurch er sich vom 2. Nerven der Unterschlundganglienmasse unterscheidet (Taf. 10, Fig. 18, 20 u. 21). Der letztere innervirt die Dorsalseite derselben Ringe und ist in dieser Beziehung dem gewöhnlichen Dorsalnerven des Somits ähnlich, doch ausserdem spielt er dieselbe Rolle auch für die 2 Ringe, welche noch weiter nach vorn liegen (Taf. 10, Fig. 21—23).

Die 2 in Rede stehenden Ringe der Kopfregion (der 4. und 5., von hinten gerechnet) bilden die Hinterlippe des Mundnapfs (Taf. 9, Fig. 8 u. 11), wodurch alle Besonderheiten in ihrem Bau bedingt sind. A priori können wir annehmen, dass die untern Abschnitte der Ringe, welche in unmittelbarer Beziehung zum Mundnapf stehen, mehr aus-

geprägten Veränderungen unterworfen sein müssen, während die obern Abschnitte von diesem Vorgang fast verschont bleiben können. Thatsächlich bemerken wir schon bei äusserer Prüfung, dass der vordere von den beiden in Rede stehenden Ringen, welcher ventral ungetheilt ist, dorsal durch eine Querfurche deutlich in 2 Ringe gespalten ist. Von letztern ist der hintere gut ausgebildet, der vordere dagegen sehr schwach.

Wenn wir uns nun zum Nervensystem dieser 3 obern Halbringe wenden, so sehen wir im hintersten derselben den Abschnitt des Ringnerven, und zwar denjenigen, welcher der Durchkreuzung mit dem lateralen Längsmuskelstrang dorsal folgt (Taf. 10, Fig. 20). Dieser Ringnerv hat je eine Nervenzelle der grossen Nervenschläuche nahe jedem Längsmuskelstrang, d. h. er zeigt den gewöhnlichen Charakter des hintern Ringnerven im Somit von *Hirudo*. Der vorderste Halbring enthält auch den entsprechenden Abschnitt des Ringnerven, welcher eine unipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche dorsal, median vom lateralen Längsmuskelstrang, sowie eine bipolare ebensolche zwischen den dorsalen Längssträngen trägt (Taf. 10. Fig. 21). Ausserdem befindet sich der kernhaltige Abschnitt der diesen Nerven begleitenden Muskelzelle nahe der seitlichen unipolaren Nervenzelle. An diesen Merkmalen kann man den vordern Ringnerv mit Sicherheit erkennen. Der mittlere Halbring hat gut entwickelte Sensillen auf der innern paramedianen und der äussern sowie innern paramarginalen Linie.

Die Sensillen auf der intermediären Linie sind auf die schon beschriebene Weise in die Augen verwandelt, das 4. Augenpaar des Kopfendes von *Hirudo* darstellend. Als eine Ergänzung zum hier beschriebenen Halbring erscheint die ventrale Hälfte des vordern von den 2 gegebenen Ringen, welche die Sensillen auf der äussern paramedianen, der intermediären und der äussern paramarginalen Linie trägt. Folglich ist der dorsale mittlere Halbring mit dem ventralen Abschnitt des vordern Ringes einem vollen mittlern Ring des gewöhnlichen Somits gleich.

Die eben beschriebenen Thatsachen zu Grunde legend, kann man annehmen, dass die die hintere Lippe des Mundnapfs bildenden 2 Ringe ein Somit darstellen, welches auf 2 Ringe reducirt ist und nur dorsal den schwach ausgebildeten 3., d. h. vordersten Ring noch beibehält.

Eine solche Schlussfolgerung wird unvermeidlich, wenn man den 3. Nerv der Unterschlundganglienmasse eingehend untersucht. Dieser Nerv geht Anfangs nach vorn und zur Laterallinie des Körpers (Taf. 10, Fig. 18), biegt von unten um den paarigen Kiefer und giebt

während dieses Verlaufs 2 Zweige ab, von welchen der eine den Vereinigungszweig zum 1. Nerven der Unterschlundganglienmasse darstellt, der andere (Taf. 10, Fig. 20) aber den ventralen Medianabschnitt seiner Ringe innervirt. Vom letztern entspringt auch ein Ast zur Sensille auf der äussern paramedianen ventralen Linie des vordern Ringes (Taf. 10, Fig. 21). Nachdem der bezeichnete Nerv in die von ihm innervirten 2 Ringe eingetreten ist, giebt er sogleich einen den grossen Nervenschlauch enthaltenden Nervenzweig ab, welcher zum äussern paramedianen ventralen Längsmuskelstrang gelangt (Taf. 10, Fig. 18 u. 20), ihn durchkreuzt, darauf eine bipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche trägt und, den intermediären Längsstrang durchkreuzend, endet. So liefert der 3. Nerv der Unterschlundganglienmasse im hintern Abschnitt des hintern Ringes einen Nervenzweig, welcher nach seinen Beziehungen einem ebensolchen Zweige im 5. Ringe des gewöhnlichen Somits ähnlich ist. Darauf erhebt sich der in Rede stehende Nerv zur Laterallinie des Körpers, und in diesem Theile seines Verlaufs giebt er 2 Nervenzweige, von welchen der eine nahe der intermediären Linie, der andere ein wenig weiter sich abtheilt. Der erstere strebt darauf zur Sensille des vordern Ringes, welche auf der intermediären ventralen Linie liegt, vorher aber trennt sich noch ein Theil seiner Nervenfasern im hintern Ringe ab und verläuft im vordern Abschnitt des letztern, um sich mit dem äussern paramedianen ventralen Längsmuskelstrange zu kreuzen. Der 2. Nervenzweig verläuft ebenso im vordern Abschnitte des hintern Ringes. Im Zwischenraum der ventralen Längsmuskelstränge eine Verzweigung bildend, vereinigt er sich mit beiden Längssträngen, wobei eine Nervenzelle des grossen Nervenschlauchs, welcher in Verbindung mit dem äussern paramedianen Strange steht, sich vor der Verzweigung befindet. Auf solche Weise bildet der erstere von den oben beschriebenen Nervenzweigen eine Nervenschlinge, indem er an der Durchkreuzungsstelle des äussern paramedianen Längsmuskelstrangs in den innern Ast der gleich bezeichneten Verzweigung übergeht. Im aufwärts gerichteten Abschnitt der Nervenschlinge ist die beschriebene Nervenzelle eingelagert, d. h. die Beziehungen sind denen im 4. Ringe des gewöhnlichen Somits von *Hirudo* ähnlich.

Als eine Besonderheit, die durch die Lage des Ringes auf dem Mundnapf bedingt ist, erscheint der Verlauf der ventralen Längsmuskelstränge in diesem Ringe (Taf. 10, Fig. 18 u. 20). Nach der Durchkreuzung mit dem Nervenzweig, welcher dem Nervenast mit dem grossen Nervenschlauch im 5. Ringe des gewöhnlichen Somits

identisch ist, verlaufen beide ventralen Längsmuskelstränge nach vorn und lateralwärts, wobei sie die Längsmuskelbänder, in denen sie bis dahin eingelagert waren, verlassen. An der Durchkreuzungsstelle mit der Nervenschlinge, welche der Schlinge des 4. Ringes im gewöhnlichen Somit entspricht, befinden sich die Längsstränge beinahe auf dem halben Wege zum lateralen Strange. Nach der Durchkreuzung mit der Nervenschlinge nähert sich der äussere paramediane Längsmuskelstrang dem intermediären und geht fast in eine Vereinigung mit ihm ein. Darauf allein übrig bleibend, erhebt sich (Taf. 10, Fig. 21) der ventrale Längsmuskelstrang im hintern Abschnitt des vordern bezeichneten Ringes bis zum Längsmuskelband, welches unmittelbar ventral von dem den lateralen Längsstrang enthaltenden Muskelband liegt. In diesem verläuft er weiter. Diese Besonderheit des Verlaufs der ventralen Längsmuskelstränge ist sehr leicht zu erklären, wenn wir berücksichtigen, dass letztere in die vorhergehenden Ringe der Kopfregion nicht eindringen können, ohne um den Mundnapf mit dem Anfangstheil der Mundhöhle von den Seiten auf irgend eine Weise umzubiegen.

Wenden wir uns nun zum 3. Nerven der Unterschlundganglienmasse (Taf. 10, Fig. 18 u. 20). Im vordern Abschnitt des hintern in Rede stehenden Ringes giebt dieser Nerv in der Ebene der Lateral-linie des Körpers einen ansehnlichen Nervenzweig ab, welcher zum lateralen Längsmuskelstrang zieht und ihn durchkreuzt, um darauf den schon bezeichneten hintern Ringnerv des 3. Halbrings zu bilden. Im vordern Ringe theilt sich der 3. Nerv der Unterschlundganglienmasse in 3 Zweige, von welchen (Taf. 10, Fig. 21) einer dorsal zu den 2 auf beiden paramarginalen dorsalen Linien liegenden Sensillen des 2. Halbrings geht. Von den 2 andern Nervenzweigen, welche ventral verlaufen, gelangt der eine zur ventralen paramarginalen Sensille, einen Theil seiner Fasern zwischen dem ventralen und dem lateralen Strang zum vordern Ringnerven der bezeichneten Ringe abgebend. Der andere ventrale Zweig durchkreuzt den ventralen Längsmuskelstrang, gelangt darauf zum lateralen und durchkreuzt ebenso auch diesen Strang, um weiter einen typischen Ringnerven zu liefern, welcher dem vordern Ringnerven des gewöhnlichen Somits durchaus ähnlich ist. Zu diesem Ringnerven gehört eine unipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche, welche auf dem Nervenast zwischen dem ventralen und lateralen Längsmuskelstrang liegt und der ventralen Nervenzelle der grossen Nervenschläuche des vordern Ringnerven entspricht.

Zur Vollendung dieser Beschreibung ist noch der Verlauf des dorsalen Nerven der 2 in Rede stehenden Ringe zu besprechen (Taf. 10, Fig. 21). Der 2. Nerv der Unterschlundganglienmasse erhebt sich nahe dem Schlunde zur Dorsalseite des Körpers. Hier giebt er median von der intermediären Linie seine 2 ersten Zweige ab, um die die Hinterlippe des Mundnapfs bildenden Ringe zu innerviren. Der eine von diesen Zweigen verläuft zur intermediären Linie und innervirt das Auge, welches auf dieser Linie im 2. Halbring liegt, wobei er zum vordern und hintern Ringnerven kleine Nervenbündel giebt. Zur Medianlinie des Körpers verlaufend, giebt der andere Zweig ebenso Nervenbündel für den Ringnerven ab, schickt aber den grössten Theil seiner Fasern zur Sensille auf der innern Paramedianlinie des 2. Halbrings.

Fassen wir nun die Thatsachen, welche wir in Bezug auf die Innervation der die Hinterlippe des Mundnapfs von *Hirudo* bildenden 2 Ringe erhalten haben, zusammen, so sehen wir, dass diese 2 Ringe ein volles Somit darstellen, dessen Besonderheiten durch seine Lage leicht zu erklären sind. Sein Centralabschnitt wird von einem Complex gebildet, welcher dem 2. (von hinten gerechnet) der an der Zusammensetzung der Unterschlundganglienmasse theilnehmenden gewöhnlichen Ganglien entspricht. Das periphere Nervensystem ist durch den 3. Nerven der Unterschlundganglienmasse, welcher den vereinigten ventralen Nerven des gewöhnlichen Ganglions entspricht, gebildet und ausserdem durch einen Theil der Nervenfasern des 2. Nerven, welche die dorsalen Nervenzweige des Somits darstellen. Doch wie schon der Austritt des 2. Nerven, nämlich vor dem 5. seitlichen Ganglienzellenpacket, andeutet, schliesst dieser Nerv ausser den Nervenfasern dieses Ganglioncomplexes auch noch diejenigen des vorhergehenden Complexes in sich ein, d. h. er ist ein zusammengesetzter Nerv, dessen Bildung in Folge einer engern Vereinigung der einzelnen Gangliencomplexe in der Unterschlundganglienmasse zu Stande gekommen ist. Die Innervation sowohl des vordern als auch des hintern Ringes durch die bezüglichen Ringnerven weist keine derartigen Besonderheiten auf, die nicht durch Reduction des Somits erklärt werden könnten; dagegen enthält der Abschnitt, welcher dem mittlern Ringe des gewöhnlichen Somits entspricht, keinen ventralen sensitiven Nerven, an Stelle dessen nur einzelne mehr oder minder entwickelte Nervenzweige für die verschiedenen Sinnesorgane vorhanden sind. Diese Thatsache steht im vollen Einklang mit der von mir (1903) aus-

gesprochenen Ansicht, dass der mittlere sensitive Nerv im Somit der Hirudineen im Vergleich zu den Ringnerven eine secundäre Bildung darstellt, welche wohl eher in situ zu Stande gekommen ist.

Während nun die 2 beschriebenen Somite des hintern Abschnitts der Kopfregion von *Hirudo* ausschliesslich von Nerven der Unterschlundganglienmasse versorgt werden, nehmen an der Innervation der vorhergehenden Somite schon Nerven der Oberschlundganglienmasse Theil. Um dies klar zu stellen, wollen wir zunächst den letztern Abschnitt des Centralnervensystems der Gnathobdelliden betrachten.

Die Oberschlundganglienmasse der Gnathobdelliden.

Die Oberschlundganglienmasse von *Hirudo medicinalis* liegt hinter dem obern, unpaaren Kiefer unmittelbar über dem Schlunde. Sie bildet einen bisquitförmigen Körper (Taf. 9, Fig. 1 u. 7), von dessen beiden Enden die den Schlund eng umgürtenden Schlundconnective zur Unterschlundganglienmasse ausgehen. Doch sind die Connective in Folge der mächtigen Entwicklung der gangliösen Massen bei *Hirudo* so schwach ausgeprägt, dass einige Autoren (Leydig, Hermann) es für möglich hielten, von „einem" centralen Organ („Nervenschlundring", „Gehirn"), rings um den Schlund gelegen, zu reden.

Die Connective geben trotz ihrer unbedeutenden Länge 2 Nerven den Ursprung, von welchen der eine in der Mitte ihres Verlaufs mit 2, d. h. einer vordern und einer seitlichen, sich gleich darauf vereinigenden und einen typischen Kopfnerven bildenden Wurzeln beginnt. Der andere Nerv aber beginnt schon beim Eintritt der Schlundconnective in die Oberschlundganglienmasse und stellt eine Bildung sui generis dar. Dieses mächtige Nervenbündel steht nämlich in Verbindung mit dem accessorischen Kopfganglion und vereinigt die Schlundganglienmassen mit dem sympathischen Nervensystem, wovon noch weiter die Rede sein wird.

Hermann (1875) war der Erste, welcher den Abgang des einen Kopfnerven von der Mitte der Schlundconnective beschrieb. Seiner Bezeichnung nach ist das das 5. Kopfnervenpaar. Darauf beruht die Ansicht Hermann's, dass die Schlundconnective gangliöse Bildungen seien, und deswegen glaubte er auch, die Unter- und Oberschlundganglienmasse als ein einheitliches Organ, als „Gehirn" auffassen zu müssen. Doch kann die blosse Thatsache, dass vom Connectiv ein Nerv austritt, noch keineswegs als Beleg für eine derartige Auffassung gelten und giebt keinen Grund zur Vereinigung der Ober- und Unterschlundganglienmasse zu einer morphologischen Einheit.

Ueber die Gliazellen der Schlundconnective habe ich schon bei der Beschreibung der Unterschlundganglienmasse berichtet.

Die Schlundconnective sind durch einen mächtigen bogenartigen Strang von Nervenfasern mit einander vereinigt. Dieser Strang, welcher den faserigen Abschnitt der Oberschlundganglienmasse bildet, zeigt keine Spuren irgend einer derartigen Untereintheilung, wie wir sie in der Unterschlundganglienmasse gesehen haben. Er stellt 2 Connectivstämme vor, welche um den Schlund herum aus einander weichen und sich darauf über letzterm vereinigen, indem sie auf der Medianlinie des Körpers in einander übergehen. Von zelligen Elementen befinden sich im faserigen Abschnitt der Oberschlundganglienmasse nur die Gliazellen, deren jederseits von der Medianlinie je 6 eingelagert sind. Ihrem Aussehen nach sind sie den medianen Sternzellen oder den Connectivzellen der Unterschlundganglienmasse vollkommen ähnlich, weshalb ich sie zur Kategorie dieser Zellen zurechne.

Auf der fasrigen Substanz der Oberschlundganglienmasse liegen die Ganglienzellen von vorn, von hinten, von oben und von den Seiten und bilden eng an einander gerückte Packete, deren Grenzen sehr scharf ausgeprägt sind (Taf. 9, Fig. 1 u. 7). Die Neuroglia eines jeden Packets wird von einer einzigen Gliazelle gebildet. Von unten und auf der Medianlinie auch von hinten entbehrt die Centralfasermasse des Ganglienzellenbelags, wodurch die Oberschlundganglienmasse eben ihre bisquitartige Form erhält. Zwei durchaus symmetrisch zur Medianlinie orientirte Hirnhälften darbietend, befinden sich je 10 Ganglienzellenpackete auf jeder Seite, d. h. also 20 auf der ganzen Oberfläche der Oberschlundganglienmasse vertheilt. Neben der Medianlinie liegt ein Packet, welches eine länglich ovale Form hat und, einen Theil der obern Seite der Oberschlundganglienmasse einnehmend, sich theilweise auch auf die Vorderseite derselben ausdehnt. Lateral von diesem Packet liegen 2 Ganglienzellenpackete von unregelmässig viereckiger Gestalt. Das eine von ihnen nimmt einen Theil der obern hintern Seite ein, während das andere einen Theil der obern vordern Seite der Oberschlundganglienmasse bedeckt. Aehnlich diesem Paare befindet sich lateralwärts von ihnen noch ein Paar Ganglienzellenpackete, welchem sich das 3. Paar anschliesst, von dem das eine Packet auf der vordern Fläche der Oberschlundganglienmasse, das andere aber schon auf der Seitenfläche derselben liegt. Das 4. Paar, welches dem vorhergehenden ganz ähnlich ist, nimmt auf der Oberschlundganglienmasse eine vollkommen seitliche Lage ein. An das

3. und 4. Paar angrenzend, befindet sich schliesslich noch ein Ganglienzellenpacket auf der hintern Fläche der Oberschlundganglienmasse.

Aeusserlich der Fasermasse anliegend und in die letztere ihre zahlreichen Fortsätze sendend, entsprechen die oben beschriebenen 6 Gliazellen ihrer Lage nach den eben besprochenen Ganglienzellenpacketen. Von ihnen befindet sich eine Gliazelle nahe der Medianlinie unter dem mittlern Ganglienzellenpacket auf der vordern Fläche der Oberschlundganglienmasse; lateralwärts auf derselben Fläche liegen die weitern 4 Gliazellen, jedem Paar der betreffenden Packete entsprechend, und die 6. Gliazelle ist unter dem äussersten unpaaren Packet schon auf der hintern Hirnseite gelagert. Alle Gliazellen sind ihrer Längsaxe nach entsprechend dem Verlauf der Nervenfasern der Oberschlundganglienmasse gelegen, d. h. im Querschnitt des Körpers.

Nach vorn tritt jederseits nur je ein Nerv von der Oberschlundganglienmasse aus, welcher in das vordere Körperende verläuft — das ist der erste Kopfnerv von *Hirudo*. Seinem Ursprung nach erscheint er als zusammengesetzte Bildung und ist durch Vereinigung von 4 Wurzeln zu Stande gekommen (Taf. 9, Fig. 1 u. 7). Diese Wurzeln treten durch die Ganglienzellenpackete hindurch, indem ein Paar das äusserste Packet durchsetzt, welches auf der seitlichen Fläche der Oberschlundganglienmasse liegt, während das andere Paar das 3. vom Rande gerechnete, auf der vordern Fläche gelegene Packet durchdringt. Beide Wurzeln eines jeden Paares vereinigen sich mit einander gleich nach ihrem Austritt; die auf diese Weise gebildeten 2 Nervenbündel vereinigen sich danach zu einem einzigen mächtigen Nerven.

Hermann (1875) beschreibt noch ein anderes Paar Nerven — „den 1. Gehirnnerven", welcher nahe der Medianlinie von der Oberschlundganglienmasse abgehen soll. Brandt (1838) und Leydig (1864) beobachteten dieses Nervenpaar nicht, und auch ich kann mit Sicherheit behaupten, dass dasselbe bei *Hirudo* fehlt. Hermann's Irrthum wird seinen Grund in der Schwierigkeit haben, welche die directe Präparirung dieses Abschnitts des Nervensystems darbietet. Der von Hermann abgebildete 3. Nerv der Oberschlundganglienmasse und der mit diesem identische 2. Nerv Leydig's stellt nichts anderes als einen derjenigen Kopfnerven dar, welche vom Schlundconnectiv entspringen. Es ist begreiflich, dass derartige Fehler bei der Präparation dieser Nerven, welche sehr nahe der Oberschlundganglienmasse in dem dichten Gewirr von Muskeln und Bindegewebe verlaufen, selbst von den

besten Beobachtern gemacht werden konnten, und nur lückenlose Schnittserien ermöglichen es, den Verlauf und die Lage der Kopfnerven genau festzustellen. Wie das aus seinen Abbildungen klar hervorgeht, hielt HERMANN irrthümlich die Commissur, welche das accessorische Kopfganglion mit dem paarigen Kiefergangliom vereinigt, für den 4. Kopfnerven, worauf wir noch weiter unten zurückkommen werden. Der 3. LEYDIG'sche Kopfnerv von *Hirudo* ist, wenn man nach den Augen, welche er trägt, urtheilt, zu den Nerven der Unterschlundganglienmasse zu zählen, die in ihrem Verlauf unrichtig beobachtet worden sind. Ganz unzulänglich für die Beurtheilung der Kopfnerven müssen die BRANDT'schen Präparate gewesen sein, wie das klar aus seinen Abbildungen ersichtlich ist; deswegen glaube ich auf eine eingehende Besprechung derselben verzichten zu dürfen.

Ihrem Bau nach ist die Oberschlundganglienmasse von *Haemopis sanguisuga* BERGM. (*Aulastoma gulo* M.-T.) dem für *Hirudo* beschriebenen Typus ähnlich. Ein nicht wesentlicher Unterschied besteht darin, dass sie gemäss der grossen Verbreitung des Schlundes von *Haemopis* sehr ansehnlich in der Querrichtung ausgezogen ist; ebenso erhalten auch die Ganglienzellenpackete eine transversal gestreckte Form, ohne jedoch so compact wie bei *Hirudo* zu erscheinen. Die Schlundconnective von *Haemopis* werden in Folge der grossen Verbreiterung des Schlundes ziemlich lang. Alles dies ist schon von F. LEYDIG (1864) bemerkt. Von 6 Gliazellen, welche einer jeden Hälfte der Oberschlundganglienmasse eigen sind, erscheint die äusserste ähnlich den gewöhnlichen Connectivzellen im Centrum der Nervenfasern gelegen. Diese Thatsache giebt einen Hinweis auf die nähere Beziehung dieser Gliazelle zu den Connectivzellen.

In seinen „Tafeln zur vergleichenden Anatomie" zeichnet LEYDIG (1864, tab. 2, fig. 2) die Oberschlundganglienmasse von *Haemopis vorax* BRANDT. Letztere Art ist seiner Meinung nach mit *Aulastoma gulo* M.-T. identisch. In dieser offenbar nach ausserordentlich guten Präparaten hergestellten Abbildung erinnert die Oberschlundganglienmasse nicht so sehr an das Bild, welches den von mir untersuchten Hirudiniden eigen ist, als an die Beziehungen, welche man typisch bei den Nepheliden entdeckt. Unsere *Herpobdella* (*Nephelis*) *octoculata* L. und *H. atomaria* CARENA haben, wie das BRISTOL (1898) auch für die amerikanische *Herpobdella* (*Nephelis*) *lateralis* SAY beschrieben hat, keine besondere Oberschlundganglienmasse, welche der für die Hirudiniden beschriebenen ähnlich wäre. Auf jeder Hälfte des Nervenfaserbogens, welcher der Oberschlundnervenfasermasse der Hirudiniden

entspricht, liegen 2 Complexe von Ganglienzellen, welche aus je 3 Ganglienzellenpacketen bestehen. Der eine Complex befindet sich auf dem aufsteigenden Abschnitt des Nervenfaserbogens unweit vor der Umbiegungsstelle, wobei 2 Ganglienzellenpackete seitlich unter einander liegen, das 3. aber sich ihnen von hinten anschliesst. Der andere Complex der Ganglienzellenpackete befindet sich schon auf dem horizontalen Bogenabschnitt etwas medianwärts von der Umbiegungsstelle. Seine 2 Packete nehmen die vordere Oberfläche des Nervenfaserbogens ein, während das 3. auf der hintern Fläche liegt. F. Leydig (1864) bildet diese Beziehungen für unsere *Herpobdella* (*Nephelis*) gut ab. Stellen wir uns nun vor, dass der Nervenfaserbogen der Oberschlundganglienmasse, welcher bei den Herpobdellen eine ansehnliche Länge erreicht, kürzer wird, so werden dadurch die Ganglienzellenpackete der beiden einseitigen Ganglienzellencomplexe fast bis zur Berührung einander genähert. Wir erhalten auf diese Weise das Bild, welches Leydig für *Haemopis vorax* giebt. Dieser von Leydig angeführte Bautypus ist nämlich in so fern interessant, als er ein Bindeglied im Bau der Oberschlundganglienmasse zwischen den beiden Familien der Gnathobdelliden darstellt. Einerseits sind diese Beziehungen denjenigen der Herpobdellen ähnlich, während wir andrerseits darin Anklänge an den *Hirudo*-Typus finden. Wenn wir nun annehmen, dass von den 4 ursprünglich vorhandenen Ganglienzellenpacketen ein jedes sich in zwei theilte, so erscheint als Beleg für einen solchen Theilungsprocess der Packete, nicht aber für eine etwaige Hinzuziehung einiger Packete aus der Unterschlundganglienmasse, die gleiche Anzahl der Ganglien, welche an der Zusammensetzung der ganzen Bauchkette sowohl bei *Hirudo* und *Haemopis* als auch bei *Herpobdella* Antheil genommen haben. Bei *Hirudo* besteht sie aus der Unterschlundganglienmasse, den 21 gewöhnlichen Bauchganglien und der analen Ganglienmasse. Die Unterschlundganglienmasse ist, wie schon gezeigt, aus 4 gewöhnlichen Bauchganglien gebildet. Der Bau der Analganglienmasse weist deutlich auf ihre Zusammensetzung aus 7 gewöhnlichen Bauchganglien hin. Wir haben also in der ganzen Bauchkette von *Hirudo* 32 gewöhnliche Bauchganglien. Aehnlich wie Bristol es für *Herpobdella lateralis* beschreibt, jedoch schon ein wenig von *Hirudo* abweichend, ist die Bauchkette bei unserer *Herp. atomaria* gebildet. Sie besteht nämlich aus der Unterschlundganglienmasse, den 18 gewöhnlichen Bauchganglien und der Analganglienmasse. Die Unterschlundganglienmasse der Herpobdellen besteht aus 4 verschmolzenen gewöhnlichen Bauchganglien, die Analganglienmasse ist aber aus 10 sehr

wenig veränderten Bauchganglien zusammengesetzt. Auf solche Weise erscheint die ganze Bauchkette von *Herpobdella* ebenfalls aus 32 gewöhnlichen Bauchganglien gebildet, d. h. also die Ganglienzahl der Bauchkette ist bei *Hirudo* und bei *Herpobdella* gleich. Halten wir nun diese Zahl als für alle Gnathobdelliden beständig und unveränderlich fest, wie es für die den Ganglien entsprechenden Somite des Körpers angenommen wird, so müssen wir die morphologische Identität der Oberschlundganglienmasse von Hirudo mit derjenigen von Herpobdella anerkennen und folglich eine secundär stattgefundene Theilung ihrer Ganglienzellenpackete bei den Hirudiniden zulassen.

Der Vollständigkeit wegen und eventuell auch als Erklärung für die eben ausgesprochene Annahme will ich noch anführen, dass die 2 vordersten Kopfnerven von *Herpobdella* aus dem hintern Abschnitt der Schlundconnective austreten, während bei *Hirudo* der eine von ihnen von der Oberschlundganglienmasse selbst und der andere dicht hinter dieser von dem Connectiv ihren Ursprung nehmen.

Hiermit verlassen wir das Centralnervensystem des Kopfes um uns zur Innervation und Metamerie der vordersten Kopfringe zu wenden, welche vor dem die Hinterlippe des Mundnapfs bildenden Ringe liegen und den eigentlichen Mundnapf herstellen.

Der Bau des Mundnapfs von Hirudo.

Von oben kann man hier 5 scharf von einander getrennte Ringe bemerken, von welchen der vorderste und hinterste keine Augen trägt, auf den 3 mittlern aber das 1., 2. und 3. Augenpaar liegen. Der 3. (von vorn gerechnet) Ring ist durch eine schwach ausgeprägte und unbeständige Furche in zwei getheilt, wobei der vordere Abschnitt das 2. Augenpaar trägt. C. Whitman (1887) bildet dies ganz richtig ab. S. Apáthy (1888, tab. 9, fig. 10) zeichnet ausserdem noch schwächere Furchen auf dem 1. und 2. Ringe, welche ich jedoch nicht beobachten konnte. Die Abbildungen solcher Furchen auf seinem 4. Somit sind unrichtig — diese Furchen sind thatsächlich nicht vorhanden. R. Blanchard (1894) liefert richtige Angaben in Bezug auf den Bau des vordern Körperendes von *Hirudo*, nur lässt er den vordersten, d. h. den 1. Ring des Kopfes, ganz weg.

Betrachten wir den Mundnapf von unten, so erhalten wir ein anderes Bild (Taf. 9, Fig. 8). Die oben klar ausgeprägten Querfurchen fehlen hier ganz, dagegen nehmen ihre Stelle gut entwickelte Längsfurchen ein. Eine von diesen Furchen verläuft auf der Medianlinie

des Körpers. Am vordern Körperende beginnend, gelangt sie fast bis zum unpaaren Kiefer, während die übrigen Längsfurchen sich symmetrisch von ihr, 4 jederseits, befinden. Sie erscheinen als unmittelbare Fortsetzung der obern Querfurchen, welche, auf der Bauchseite angelangt, ihre Richtung ändern. Doch kann man sie, streng genommen, nicht als Längsfurchen bezeichnen, da die äussersten von ihnen unter einem ziemlichen Winkel zur Längsaxe des Körpers verlaufen. Diese sind eher radial gegen den Mund gerichtet, während bei den übrigen Furchen eine derartige Richtung nur mehr oder minder vollkommen ausgeprägt erscheint. In Folge solcher Lagebeziehungen der Furchen zu einander können wir annehmen, dass die auf dem Rücken sichtbaren Ringe sich auf die ventrale Seite des vordern Körperendes fortsetzen, wobei sie aber nun nicht mehr als Ringtheile, sondern als Längsstreifen erscheinen. Stellen wir uns nun vor, dass der vorderste, das Endsegment des Körpers bildende Ring von unten her in der Medianlinie durchschnitten ist und seine ventralen Abschnitte sich parallel zur Längsaxe des Körpers ausgestreckt haben, wobei sie sich median mit ihren Rändern berühren, so erhält man ein Bild, als ob 2 parallel verlaufende Bänder an einem Ende bogenartig in einander übergehen. Auf eben solche Weise wurden die 4 übrigen Ringe hufeisenförmig und berühren sich ventral mit ihren longitudinal gestreckten Enden. Ein solcher Process könnte nun auch thatsächlich in der Natur stattgefunden haben. Die kleine Mundöffnung, welche bei den Glossosiphoniden im vordern Abschnitt des Saugnapfs liegt, ist bei den Gnathobdelliden zu einer weiten Röhre geworden, die zwischen den ansehnlichen Kiefern in den Pharynx übergeht. Zur Ausbildung eines solchen Mundapparats war eine starke Verlängerung und Verbreiterung des Mundspalts nothwendig, was gewissermaassen durch Spaltung der an den Mund von hinten angrenzenden Ringe stattfinden konnte. Dieser Process umfasste alle Ringe, welche vor der Hinterlippe des Mundnapfs liegen, wobei die durchschnittenen Ringabtheile nach rechts und links zur Seite geschoben wurden und so eine bedeutende Verbreiterung des Mundspalts gestatten. In dieser Beziehung sagt S. Apáthy (1888) Folgendes: „Im Interesse einer möglichst weiten Oeffnung, welche innerhalb der Grenzen von 2 Somiten gebildet werden muss“, ist „eine verlängerte, ausgedehnte Bauchfläche vortheilhaft. Darum bekommen Ringe, die in der Medianlinie des Rückens scheinbar noch einfach waren, gegen die Seitenlinien hin allmählich eine am Bauche ganz auffallende Furche.“ „Die vor dem Mund liegenden 2 Somitte aber werden durch diesen

Process der Verlängerung der Bauchfläche des 4. und 3. Somits" „im Gegentheil verkürzt und an der Rückenfläche mässig zurückgezogen." Dieser unvollständigen Beschreibung giebt APÁTHY leider auch keine erläuternden Abbildungen bei.

Auf Grund dieser Angaben über den äussern Körperbau allein wäre es gewiss übereilt, die eine oder andere Vorstellung als feststehend anzunehmen; deswegen wollen wir nun auch den innern Bau des Kopfes von *Hirudo* in Betracht ziehen. Das vordere Körperende besteht aus Elementen des Hautmuskelschlauchs und Nerven, wobei alle Zwischenräume vom Mesenchym ausgefüllt sind, welches in Bezug auf die uns interessirende Frage nicht von Belang ist. Ebenso unwichtig ist auch das Hautepithel mit seinen Drüsen. Ein desto grösseres Interesse aber bieten die verschiedenen Muskelschichten und die Nerven nebst den Sinnesorganen dar.

Betrachten wir einen Querschnitt, welcher z. B. durch den 3. Ring geführt ist, so haben wir folgendes Bild vor uns. Dorsal (Taf. 9, Fig. 10) unter dem Hautepithel befindet sich eine verhältnissmässig schwach entwickelte Schicht von transversal verlaufenden Ringmuskeln; unter dieser Schicht liegt eine noch schwächer ausgebildete Lage von Diagonalmuskeln, auf welche die hier nicht besonders stark entfalteten Längsmuskelbänder folgen. Alles erscheint folglich den Verhältnissen im gewöhnlichen Mittelkörpersomit durchaus ähnlich, nur relativ schwach entwickelt. Dagegen sehen wir am selben Querschnitt ventral (Taf. 9, Fig. 9) über dem Hautepithel zuerst Längsmuskelbündel, darauf die Schicht der Diagonalmusculatur und zuletzt Muskelbündel, welche fast transversal verlaufen, d. h. wir erhalten ein derart umgekehrtes Bild der Dorsalseite desselben Querschnitts, als wenn wir einen Längsschnitt der letztern vor uns hätten. Ausserdem ist die ganze Dicke des Kopfendes von schräg verlaufenden, dorso-ventralen Muskeln durchsetzt. Alle diese Muskelcomplexe existiren auch im gewöhnlichen Somit, im Kopfende aber begegnen wir noch speciellen Muskelbündeln, die im gewöhnlichen Somit des Körpers fehlen. Dorsal (Taf. 9, Fig. 10), nämlich unter den Längsmuskeln, sind diagonal verlaufende, ansehnliche Muskelbündel eingelagert, während ventral (Taf. 9, Fig. 9) zahlreiche Längsmuskelbündel sich über der Transversalmusculatur befinden.

Was ist nun die Ursache dieses sonderbaren Befundes, und in was für Beziehungen stehen die beschriebenen Muskelschichten zu einander? Die Ringmuskeln (Taf. 9, Fig. 11) der Rückenseite jedes Ringes gelangen im vordern Körperende bis zur Laterallinie des

Körpers; darauf verändern dieselben ventral ihre Richtung, indem sie Anfangs als Diagonal- und weiter als Längsmuskeln erscheinen, wobei sie nur in den hufeisenförmigen Enden ihres Rings verlaufen, in andere Ringe aber nicht eindringen. Folglich ist hier die Schicht der Circulärmuskeln an den Seitenlinien nicht unterbrochen, obgleich die Fasern nur dorsal ihre circuläre Richtung beibehalten, ventral aber als Längsmuskelbündel erscheinen. Dies steht durchaus im Einklange mit der oben besprochenen ventralen Unterbrechung der Ringe und der longitudinalen Verlängerung ihrer Enden. Die Diagonalmusculatur ist ihrer Richtung nach in dieser Beziehung wenig instructiv. Es sei nur bemerkt, dass diese Schicht in den Kopfringen ebenso einförmig und ununterbrochen erscheint wie sonst. Die dorsalen Längsmuskel des Körpers verlaufen, wenn sie in das Kopfende eintreten, in 2 Richtungen weiter. Die einen von ihnen setzen ihren frühern Verlauf unverändert fort und bilden so die dorsalen Längsmuskelbündel des Kopfs, die andern aber lenken ventral ab und stellen specielle, der Function des Saugnapfs angepasste Längsmuskelbündel dar, welche ventral über der transversalen Muskelschicht gelegen sind. Letztere stammt ebenfalls von den Längsmuskeln des Körpers ab, die jedoch von vorn herein ventral verlaufen. In den gleich hinter dem Mundnapfe liegenden Ringen endet ein Theil der ventralen Längsmuskelbündel, der andere Theil aber verläuft zur Laterallinie des Körpers, wo sich diese Muskeln allmählich nach oben wenden und auf solche Weise in die Kopfringe eindringen. Hier jedoch bilden sie einen mehr oder minder ausgeprägten Bogen und nehmen somit eine fast transversale Richtung an — ein Verhalten, welches nur durch die Annahme zu erklären ist, dass die ventralen Abschnitte der Kopfringe in der Längsrichtung nach hinten ausgestreckt sind. Es wären noch die dorsalen, unter der Längsmuskulatur liegenden Diagonalmuskelbündel zu berücksichtigen, welche im vordern Körperende eine Art Muskelbogen bilden und zweifellos der speciellen Function des Mundnapfes angepasst sind; sie stellen gewöhnliche Diagonalmuskelbündel dar, welche aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben sind. Sich bis zur Laterallinie des Körpers erhebend, treten nämlich die Diagonalmuskeln der Hinterlipperinge in den Mundnapf ein, und hier, von hinten aus der Längsmuskulatur heraustretend, verlaufen sie unter der letztern schon dorsal. Im Mundnapfe selbst beobachtet man dasselbe. Seine dorsalen Diagonalmuskelbündel durchdringen nach und nach die Längsmusculatur und lagern sich unter die letztere, indem sie auf solche Weise sich zu den eben beschriebenen Diagonalmuskelbündeln

vereinigen. Dieser Process führt schliesslich dazu, dass die Diagonalmuskelschicht, welche gewöhnlich zwischen den Ring- und Längsmuskeln liegt, in den 2 vordersten Kopfringen ganz fehlt. Die dorsoventralen Muskelbündel des Mundnapfes haben einen mehr oder minder ausgeprägten, schrägen Verlauf, was durch die Verschiebung ihrer Anheftungspunkte in der Längsrichtung bedingt ist. Alle beschriebenen Muskelschichten des vordern Kopfendes erscheinen ununterbrochen, folglich ist selbst keine Spur von 2 vor dem Munde liegenden, ungespaltenen Ringen, wie sie S. APÁTHY (1888) beschrieben hat, vorhanden. Die Lage der Längs- und Ring- sowie der dorso-ventralen Muskeln lässt nur eine wahrscheinliche Erklärung zu, und zwar die, dass eine Art Spaltung aller 5 Ringe des Kopfendes in der ventralen Medianlinie und eine gleichzeitige Streckung der ventralen Ringabschnitte in der Längsrichtung hier stattgefunden haben muss.

Es bleibt nun noch übrig, die einschlägigen Angaben von R. LEUCKART (1894) zu citiren. Er schreibt: „Die äquatorialen Faserzüge gehen auf der Aussenwand des Saugnapfes direct in die Ringfaserschicht des Körpers über. Wie letztere halten sie einen durchaus peripherischen Verlauf ein. Ein Gleiches gilt von den Aequatorialfasern der Innenfläche, die bekanntlich nichts Anderes ist, als die nach Innen eingebogene Aussenwand der letzten Segmente. Je weiter aber diese Fasern von dem Rande des Napfes sich entfernen, desto mehr reichen sie in die Tiefe, bis sie schliesslich sogar von einzelnen meridional verlaufenden Fasern überdeckt werden. Diese letztern ergeben sich als Fortsetzungen der den Körper durchziehenden Längsfasern. Ihr Verlauf freilich weicht im Saugnapf vielfach von der frühern Richtung ab, nicht bloss insofern, als sie bei ihrem Eintritte in den letztern der gegenüberliegenden Seitenhälfte sich zuwenden, sich also mit den Fasern der andern Seite kreuzen, sondern weiter auch dadurch, dass die mehr oberflächlich gelegenen Fasern oftmals nach der Innenwand des Napfes abbiegen, und umgekehrt solche, die zunächst unter letztern verliefen, schliesslich sich nach Aussen wenden.“ „In Betreff des Mundnapfes zunächst die Bemerkung, dass die Muskeln, die ihn in reicher Menge durchsetzen, durch ihre Anordnung in manchen Fällen (*Hirudo*) an die Verhältnisse des Endnapfes erinnern. Man erkennt dann im Wesentlichen dieselben 5 Schichten, nur insofern abweichend, als die (meridionalen) Längsfasern hier die (äquatorialen) Kreisfasern überdecken und auf der Aussenwand, besonders der Unterlippe, eine viel kräftigere Entwicklung haben, als im Innern

der Mundhöhle. Die Radiärfasern sind dichter gedrängt, und, wenn auch mehrfach von diagonal verlaufenden Fasern durchsetzt, im Ganzen regelmässiger angeordnet, als im hintern Saugnapf." Aus dieser Darstellung ist es kaum möglich zu schliessen, ob LEUCKART das thatsächliche Verhalten der Mundnapfmuskeln wirklich richtig erkannt hat.

Hiermit halte ich diese Frage für erledigt und wende mich nun zur Innervation der vordern Kopfringe von *Hirudo.*

Die Innervation der vordern Kopfringe von *Hirudo.*

Die vordern 5 Ringe des Kopfendes werden von Nerven verschiedenen Ursprungs innervirt (Taf. 10, Fig. 18): 1) von einigen Nervenbündeln des 2. Nerven der Unterschlundganglienmasse und vom 1. Nerven derselben, 2) von dem aus den Schlundconnectiven entspringenden Kopfnerven, und 3) vom Nerven der Oberschlundganglienmasse.

Wie schon oben erwähnt, beginnt der 1. Nerv der Unterschlundganglienmasse mit 2 Wurzeln, welche sich sofort vereinigen und einen mächtigen Nerven bilden (Taf. 9, Fig. 1 u. 5). Er verläuft lateralwärts (Taf. 10, Fig. 18) und nach unten, geht unter dem paarigen Kiefer hinweg und gelangt, um den letztern biegend, seitlich und ventral bis zum Mundnapf, wo er sich in 2 Zweige theilt. Der eine von ihnen tritt ventral in den ausgedehnten Abschnitt des 5. Ringes des Mundnapfs ein und geht darauf in den angrenzenden Abschnitt des 4. Ringes über, wo er seinen weitern Verlauf fortsetzt. Den 5. und 4. Ring durchkreuzend, verläuft der andere Nervenzweig im ventralen, longitudinal gestreckten Abschnitt des 3. Ringes. Der vom Schlundconnectiv austretende Kopfnerv und derjenige der Oberschlundganglienmasse biegen, sich ein wenig nach oben erhebend, um, den unpaarigen Kiefer und treten, nach vorn verlaufend, in den Mundnapf ein, wo sie ihren weitern Verlauf haben. Der erstere zieht im ventralen longitudinalen Abschnitt des 2. Ringes, der andere in dem entsprechenden Abschnitt des 1. Ringes.

So sehen wir, dass alle Kopfnerven in den längs gerichteten Abschnitten der Kopfringe ventral verlaufen und in bestimmten Ringen streng localisirt sind. Es ziehen nämlich: der Oberschlundganglienerv im 1. Ringe, der Nerv der Schlundconnective im 2. Ringe, der eine Zweig des 1. Nerven der Unterschlundganglienmasse im 3. Ringe, der andere Zweig desselben Nerven im 4. und 5. Ringe. Diese Thatsachen sprechen gleichfalls für die Spaltung aller 5 Ringe des Mund-

napfes in der ventralen Medianlinie und für die Verschiebung dieser Ventralabschnitte in Längsrichtung.

Wenden wir uns zur detaillirten Beschreibung eines jeden von diesen Nerven.

Der Nerv des 4. Ringes (Taf. 10, Fig. 18 u. 22) giebt im Anfangsabschnitt seines Verlaufs im letztern einige kleine Zweige für die Ventralseite des 5. und 4. Ringes und darauf beinahe vor der Verticalebene des transversalen Abschnitts des 5. Ringes einen ansehnlichen Nervenzweig ab, welcher zur Laterallinie des 5. Ringes verläuft. Hier liegen, wie schon erwähnt, der ventrale und der laterale Längsmuskelstrang sehr nahe an einander, wobei der erstere zusammen mit dem ihn einschliessenden Längsmuskelband dem 4. Ringe schon ein wenig genähert erscheint. Der eben bezeichnete Nervenzweig giebt auf dem Wege zu diesen Längsmuskelsträngen Anfangs ein Nervenfaserbündel zum Integument des Lateralabschnitts des 5. Ringes und darauf ein ansehnlicheres, welches ventral verläuft und von innen an den ventralen Längsmuskelstrang herantritt. Auf typische Weise den letztern durchkreuzend, bildet dieses Bündel eine Schlinge und vereinigt sich so wiederum mit seinem Ursprungszweig, welcher sich gleich darauf dem lateralen Längsmuskelstrang ventral nähert, diesen Strang durchkreuzt und in den transversalen, dorsalen Abschnitt des 5. Ringes eintritt. Hier verläuft er, als typischer Ringnerv, an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur und durchkreuzt beide dorsalen Längsmuskelstränge. Da dieser Ringnerv 3 unipolare Nervenzellen der grossen Nervenschläuche trägt, welche alle dorsal und median, gleich nach Durchkreuzung mit dem gegebenen Längsmuskelstrang, liegen, so weist er den Charakter eines hintern Ringnerven des Somits auf. Doch erscheint dieser Ringnerv, wie man nach seinen Beziehungen zum ventralen Längsmuskelstrang urtheilen kann, in Folge der eigenthümlichen localen Bedingungen im Mundnapf, im ventralen Abschnitt seines Verlaufs stark verändert. Er hat weder den Nervenzweig mit dem grossen Nervenschlauch, welcher dem 5. Ringe des gewöhnlichen Somits eigen ist, noch die Nervenzelle der grossen Nervenschläuche, die gewöhnlich in der Nervenschlinge des 4. Ringes vorhanden ist.

Im 5. Ringe des Kopfendes treten bereits die für dasselbe charakteristischen becherförmigen Sinnesorgane auf. Sie liegen in der Zahl von 2 ventral nahe der Laterallinie. Das untere von ihnen sendet seine Nervenfasern zum oben erwähnten Integumentnervenbündel des Nervenzweigs des 5. Ringes, das obere aber ist mit dem aufsteigenden

Abschnitt der Nervenschlinge unmittelbar vereinigt, welche sich bei Durchkreuzung des ventralen Längsmuskelstrangs bildet.

Hier sei nun bemerkt, dass der 5. Ring des vordern Körperendes, dorsal von kleinen Zweigen des 2. Nerven der Unterschlundganglienmasse innervirt ist, welcher Nerv darauf nahe der intermediären Linie in den 4. Ring eindringt.

Nach Abgang des Nervenzweiges für den 5. Ring verläuft der Nerv des 4. Ringes bis zur Laterallinie des Körpers, wobei er einige kleine Nervenbündel ventral und einen ansehnlichern Nervenzweig dorsal abgiebt (Taf. 10, Fig. 18 u. 23). Der letztere gelangt bis zum Lateralabschnitt des 4. Ringes und innervirt hier 2 Sensillen auf der innern und der äussern dorsalen Paramarginallinie des Körpers. Auf der Intermediärlinie des in Rede stehenden Ringes befinden sich Augen, nämlich das 3. Augenpaar von *Hirudo*. Sowohl die letztern als auch ein kleiner Abschnitt des Integuments rings um sie werden von den Endzweigen des 2. Nerven der Unterschlundganglienmasse versorgt. Auf der innern Paramedianlinie des 4. Ringes bemerkt man eine gut entwickelte Sensille. Die letztere und der angrenzende Integumentabschnitt erhalten Nervenfasern von einem Dorsalzweig des Nerven der Oberschlundganglienmasse, welcher im 1. Ringe ventral, d. h. nahe der Medianlinie des Körpers, verläuft.

Betrachten wir nun den ventralen Nerven des 4. Kopfringes. Der Laterallinie des Körpers sich nähernd, theilt er sich in 3 oder 4 Zweige, von welchen einer, resp. 2 zur Innervation des seitlichen Integumentabschnitts des 4. Ringes und seiner becherförmigen Sinnesorgane dient, während die 2 andern die Längsmuskelstränge durchkreuzen. Der schwächere von beiden letztern Nervenzweigen gelangt von innen aus zum ventralen Längsmuskelstrang, durchkreuzt ihn auf typische Weise und vereinigt sich darauf, eine Art Schlinge bildend, mit dem Hauptzweig. An der Vereinigungsstelle oder ein wenig weiter proximal trägt der letztere eine Nervenzelle der grossen Nervenschläuche. Der nach Wiedervereinigung der beiden Zweige sich bildende Nerv gelangt von innen und unten bis zum lateralen Längsmuskelstrang, durchkreuzt ihn, gleich darauf eine unipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche erhaltend, und verläuft weiter an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur, rostrad vor den oben beschriebenen Sensillen und Augen, als ein typischer Ringnerv die dorsalen Längsmuskelstränge durchkreuzend. Auf diesem Ringnerven liegt zwischen den dorsalen Längsmuskelsträngen eine bipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche, wodurch er den Charakter eines

vordern Ringnerven des gewöhnlichen Somits erhält; dafür spricht auch der Verlauf dieses Nerven vor den Sensillen und Augen, welche dem 4. Ringe des vordern Körperendes angehören.

Hier will ich eine seltene Abweichung vom beschriebenen Typus anführen. Es fehlt zuweilen nämlich die bipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche zwischen den dorsalen Längsmuskelsträngen, doch liegt eine solche Zelle median vom innern Strange (Taf. 9, Fig. 12). Auf ihren beiden Fortsätzen findet eine typische Durchkreuzung mit den Längsmuskelsträngen statt. Folglich haben wir es mit einer Verschiebung der Längsmuskelstränge in andere Längsmuskelbänder oder vielleicht einer Art Reduction der gegebenen Längsmuskelstränge und Ersatz der letztern durch Stränge zu thun, welche den accessorischen Strängen der Hirudineen entsprechen konnten. Solche Verhältnisse sind leicht verständlich, wenn wir die Abnahme der Grösse der Kopfringe proportional ihrer Annäherung an das vordere Körperende in Betracht ziehen. Einen unmittelbaren Uebergang der Längsstrangzellen aus einem Längsmuskelband in ein anderes kann man nicht nachweisen. Es findet hier also gewissermaassen eine Unterbrechung der Längsmuskelstränge statt; physiologisch aber erscheint dieses System dennoch ununterbrochen. Diese Thatsache stellt zwar im 4. Ringe des Kopfendes eine Abweichung vom typischen Verhalten dar, ist jedoch in den davor liegenden Ringen schon constant.

Es wäre nun noch über die becherförmigen Organe des 4. Ringes des vordern Körperendes zu berichten, welche alle nahe der Lateral-linie des Körpers gelegen sind. Das hinterste von ihnen, welches sich ein wenig ventralwärts befindet, wird von den Fasern des Nervenbündels zum untern becherförmigen Organe des 5. Ringes versorgt. Die 3 in einer Verticalebene mit den dorsalen Sensillen des 4. Ringes gelegenen Organe werden in folgender Weise innervirt: das unterste von der Nervenschlinge des Ringnerven des 5. Ringes und 2 weitere, höher gelegene vom einen Integumentzweig des Nerven des 4. Ringes. Der andere Integumentzweig des letztern versorgt 2 becherförmige Organe, die sich im vordern Abschnitt des 4. Ringes befinden. Das eine von ihnen liegt zuweilen sogar im hintersten Abschnitt des vorhergehenden, d. h. also des 3. Ringes.

Die becherförmigen Sinnesorgane dieser Reihe, an welche sich die Sensillen dorsal anschliessen, bieten verschiedene Uebergangsgrade zu den letztern dar, da man neben ihren innersten Abschnitten im Mesenchym sowohl typische und gut entwickelte als auch in ihrer Zahl sehr stark reducirte und schwach ausgeprägte Retinazellen con-

statiren kann. Diese Thatsache weist auf den Ursprung der becherförmigen Organe hin, und zwar stammen sie von den dem gewöhnlichen Somit eigenen Sinnesorganen ab, nämlich von Sinnesknospen oder Sensillen, welche einer neuen Function angepasst erscheinen und sich dem gemäss in einer gewissen Richtung differenzirt haben.

Bei genauerer Betrachtung erweist sich die Innervation des 4. Ringes des vordern Körperendes als eine complicirte. Im hintern Abschnitt dieses Ringes liegen die Sensillen und die Augen so wie im 3. Ringe des gewöhnlichen Somits oder im mittlern der oben beschriebenen, reducirten Somite des Kopfendes, jedoch mit dem Unterschied, dass die ventralen Sensillen in Folge ihrer Lage am Mundnapf fast ganz durch die becherförmigen Sinnesorgane ersetzt sind. Im vordern Abschnitt des 4. Ringes befindet sich der Ringnerv, welcher dem vordern des gewöhnlichen Somits entspricht, in seinem ventralen Verlauf aber ebenso reducirt ist, wie es schon für den Ringnerv des 5. Kopfringes beschrieben worden ist. Hieraus folgt, dass der 4. Ring des vordern Körperendes durch die Verschmelzung der 3 vordern Ringe des gewöhnlichen Somits gebildet ist oder, richtiger ausgedrückt, durch die Verschmelzung der 2 vordern eines Somits, welches ähnlich dem hintersten Somit der Kopfregion auf 3 Ringe ruducirt ist. Auch der 5. Ring des Kopfendes erscheint, wie schon oben angedeutet, als eine zusammengesetzte Bildung, die dem 3. Ringe von 2 folgenden, reducirten Somiten oder dem 4. und 5. des gewöhnlichen Somits gleich zu stellen ist. Somit können wir sagen, dass der 4. und 5. Ring des Kopfendes zusammen ein Somit darstellen, das bereits bis auf 2 Ringe reducirt ist.

Seine Innervation stammt von der Unterschlundganglienmasse her. Die betreffenden ventralen Nerven betheiligen sich an der Zusammensetzung des 1. Nerven der Unterschlundganglienmasse, dorsal wird das bezeichnete Somit von einigen Nervenbündeln des 2. Nerven der Unterschlundganglienmasse innervirt. Nur für einen geringen Abschnitt des Somits rings um die dorsale paramediane Sensille sondert sich ein Nervenbündel vom Nerven der Oberschlundganglienmasse ab. Eine solche Verschiebung der Nervenfasern erscheint in diesem Falle durch die mediane Lage der Sensille gut erklärbar und giebt uns einen neuen Hinweis auf die Unselbständigkeit der sensitiven Nerven im Somit. Das Centralnervensystem dieses Somits stellt folglich einen Abschnitt der Unterschlundganglienmasse dar

und entspricht dem 2. (von vorn gerechnet) Gangliencomplex, welcher an der Zusammensetzung der Unterschlundganglienmasse Theil nimmt. Auf letzteres weist Folgendes hin: 1) die Beziehungen zum 2. Nerven der Unterschlundganglienmasse, welcher eine zusammengesetzte Bildung darstellt und vom 3. und 2. Gangliencomplex seinen Ursprung nimmt; 2) die Beziehungen zum 1. Nerven derselben Ganglienmasse, welcher ebenfalls ein zusammengesetzter ist und vom 1. und 2. Gangliencomplex abstammt.

In den 3. Ring des vordern Körperendes tritt der Zweig des 1. Nerven der Unterschlundganglienmasse, wie es schon oben beschrieben worden ist, ein (Taf. 10, Fig. 18). Im Anfangstheil seines Verlaufs in diesem Ringe giebt er einige unbedeutende Zweige zum Integument der Ventralseite des letztern, und darauf zweigt sich von ihm ein ansehnliches Nervenbündel ab, welches sich ein wenig nach aussen wendet und weiter fast parallel mit dem Hauptzweig verläuft. Der Laterallinie des Körpers sich nähernd, zerfallen diese beiden Nervenzweige in einige Nervenbündel. Die vom äussern Zweige abstammenden Bündel innerviren den hintern Abschnitt des Ringes, welcher durch eine schwache Furche vom vordern getrennt ist, während die vom innern Nervenzweig abstammenden Bündel den vordern Abschnitt desselben Ringes versorgen.

Der äussere Nervenzweig (Taf. 10, Fig. 24) liefert Anfangs ein Nervenbündel mit dem grossen Nervenschlauch. Dieses Bündel durchkreuzt auf typische Weise den ventralen Längsmuskelstrang und vereinigt sich darauf, eine Art Nervenschlinge bildend, mit dem ihn erzeugenden Nerven. Der letztere sondert vorher ein ansehnliches Nervenbündel für die Innervation der 2 oder 3 becherförmigen Sinnesorgane, welche nahe der Laterallinie des Körpers gelegen sind, ab. Nach Vereinigung mit der beschriebenen Nervenschlinge giebt der bezeichnete Nerv noch 1 oder 2 Aeste zu den becherförmigen Sinnesorganen, welche, nach vorn von den eben erwähnten, ebenfalls nahe der Laterallinie liegen. Darauf gelangt er von unten und innen aus bis zum lateralen Längsmuskelstrang, welchen er typisch durchkreuzt. Hinter dieser Durchkreuzung befindet sich eine gewöhnliche, unipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche. Weiter verläuft der in Rede stehende Nerv zu den dorsalen Längsmuskelsträngen, doch ist sein Charakter eines Ringnerven in diesem Abschnitt verhältnissmässig schwach ausgeprägt, weil er durch die schon beschriebene Verschiebung der Muskelschichten im Kopfende Anfangs die Diagonalmuskeln

durchdringen muss und nur dorsal zwischen die Längs- und die äussere Diagonalmusculatur eintritt. Median vom innern dorsalen Längsmuskelstrang trägt dieser Ringnerv eine Nervenzelle der grossen Nervenschläuche. Sie stellt entweder eine bipolare Zelle dar, und in diesem Falle sieht man an jedem Fortsatz eine typische Durchkreuzung mit einem dorsalen Längsmuskelstrang, oder sie erscheint als eine unipolare Zelle, deren Fortsatz 2 typische Durchkreuzungsstellen mit beiden dorsalen Längsmuskelsträngen aufweist. Immerhin findet eine Art Verschiebung der Längsmuskelstränge in andere Längsmuskelbänder medianwärts oder vielleicht ein Ersatz der Längsmuskelstränge durch die für andere Hirudineen beschriebenen accessorischen Stränge statt, wie dies schon für den vordern Ringnerv des folgenden Somits angegeben und als Folge einer Verkürzung der dorsalen Oberfläche der Ringe proportinal der Annäherung an das vordere Körperende von uns gedeutet worden ist. Der weitere Verlauf des bezeichneten Ringnerven ist gewöhnlich reducirt, so dass er, seine Selbständigkeit verlierend, sich mit irgend einem dorsalen Zweige des Nerven der Oberschlundganglienmasse vereinigt. Darin liegt ein weiterer Reductionsgrad im Vergleich mit den folgenden, schon beschriebenen Ringnerven.

Der innere Zweig des Nerven des 3. Ringes (Taf. 10, Fig. 25) liefert nahe der Laterallinie des Körpers Anfangs ein ansehnliches Nervenbündel zur Innervation der 2 auf einander folgenden Paare becherförmiger Sinnesorgane, die im vordern Abschnitt des 3. Ringes liegen, und darauf theilt er sich in 4 Zweige. Proximal von der Spaltungsstelle sieht man auf dem Nerven eine Nervenzelle der grossen Nervenschläuche. 2 von den besagten 4 Nervenzweigen versorgen mit ihren Fasern ein Paar becherförmiger Sinnesorgane, die an der Laterallinie nahe der Furche zwischen dem 3. und 2. Kopfring entweder im 3. oder im 2. Ringe liegen. Sich zur Dorsalseite erhebend, innerviren die 2 andern Nervenzweige die Sensillen des 3. Ringes auf der äussern und der innern paramarginalen Linie. Vom Zweige, welcher zur innern paramarginalen Sensille zieht, trennt sich ein Nervenbündel mit einem grossen Nervenschlauch ab und verläuft weiter dorsal an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur.

Die Innervation der Augen des 3. Kopfringes, welche das 2. Augenpaar von *Hirudo* darstellen und wie die 3 folgenden Augenpaare auf der intermediären Linie des Körpers gelegen sind, hat schon einen andern Ursprung. Der Nerv, welcher von den Schlundconnectiven abstammt, verläuft im 2. Kopfring, in der Ebene aber des Quergangs

des 3. oder 4. Kopfringes giebt er einen einzigen dorsalen Zweig, der sich gleich zur Dorsalseite erhebt und hier nahe der Intermediärlinie in den 3. Ring eintritt, das zugehörige Auge und den Integumentabschnitt rings um dieses innervirend.

Der dorsale Medianabschnitt des bezeichneten Ringes erhält wiederum Nervenfasern andern Ursprungs, nämlich von demselben dorsalen Zweige des Nerven der Oberschlundganglienmasse, der mit seinen Nervenfasern auch die Sensille auf der innern Paramedianlinie des 4. Kopfringes versorgt. Von einem ebensolchen Nervenbündel ist auch die Sensille auf der innern Paramedianlinie des 3. Ringes innervirt.

Wenden wir nun unsere Aufmerksamkeit auf den oben erwähnten Nervenzweig mit dem grossen Nervenschlauch, welcher sich vom Zweige zur Sensille auf der innern dorsalen Paramarginallinie abtheilt. Er tritt zwischen die Längs- und Diagonalmuskelschicht median von dieser Sensille ein und durchkreuzt fast gleich darauf auf typische Weise einen Längsmuskelstrang. Der letztere kann entweder dem verschobenen lateralen Strange oder vielleicht einem für die übrigen Hirudineen constatirten accessorischen Strange entsprechen. Weiter verläuft der in Rede stehende Nerv im vordern Abschnitt des 3. Ringes vor dem Auge und endet darauf, typisch einen dorsalen Längsmuskelstrang durchkreuzend und sich mit einem dorsalen Zweige des Nerven der Oberschlundganglienmasse vereinigend. Median vom dorsalen Längsmuskelstrang befindet sich auf dem beschriebenen Nerven eine unipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche, deren Fortsatz in Verbindung mit dem gleich erwähnten Längsmuskelstrang steht. Der ventrale und der innere dorsale Längsmuskelstrang sind im vordern Abschnitt des 3. Ringes bereits gar nicht vorhanden. So haben wir im vordern Abschnitt des 3. Kopfringes einen Nerven mit dem grossen Nervenschlauch, welcher 2 Längsmuskelstränge durchkreuzt und eine Nervenzelle der grossen Nervenschläuche trägt, d. h. die charakteristischen Merkmale des Ringnerven darbietet. Seiner Lage nach aber ist dieser Ringnerv sowohl ventral sehr stark reducirt, da der ventrale Längsmuskelstrang hier ganz fehlt und der laterale zur Dorsalseite verschoben erscheint, als auch dorsal, da der innere dorsale Längsmuskelstrang schon sein Ende erreicht hat und der Ringnerv selbst in den Zweig des Nerven der Oberschlundganglienmasse übergeht. Es sei noch eine weitere Thatsache bemerkt, worin sich die Reduction der beiden Ringnerven des 3. Kopfringes ausprägt. Sie enthalten

nämlich nur je einen grossen Nervenschlauch, während die Zahl der letztern in allen folgenden Ringnerven die gewöhnliche ist.

Alle unsere Angaben in Bezug auf die Innervation des 3. Kopfringes zusammenfassend, sehen wir, dass dieser Ring dorsal in seinem hintern und seinem vordern Abschnitt je einen Ringnerven hat, im medianen aber die Sensillen und die Augen trägt, welche ganz typisch so, wie es im mittlern Ringe aller folgenden Somite der Fall ist, gelegen sind. Durch die Lage des 3. Kopfringes der Reduction unterworfen, verloren die Ringnerven diese Merkmale, welche den vordern und den hintern Ringnerv im gewöhnlichen Somit auszeichnen, und daher können wir nur in Folge des gut ausgeprägten Charakters des Ringabschnitts, welcher die Sensillen und die Augen trägt, den vor den letztern liegenden Ringnerven als vordern und den hinter ihnen liegenden als hintern Ringnerven des Somits deuten. Da nun das System des vordern und hintern Ringnerven und der die Sensillen und Augen tragende mittlere Abschnitt, d. h. die wichtigsten, den Somit charakterisirenden Merkmale, angedeutet sind, so kann man sagen, dass der 3. Ring des vordern Körperendes ein Somit darstellt, welches auf einen einzigen Ring reducirt ist.

In Folge der Lage dieses Somits sind seine dorsalen Nervenbündel theils in dem aus dem Schlundconnectiv austretenden Nerven, theils in dem Nerven der Oberschlundganglienmasse enthalten. Doch stammt der Haupttheil seiner Nervenbündel und, was besonders wichtig ist, die Ringnerven vom 1. Nerven der Unterschlundganglienmasse. Der letztere ist durch Vereinigung von 2 Wurzeln gebildet, welche den ventralen Nerven des 1. und 2. Ganglioncomplexes der Unterschlundganglienmasse entsprechen. Wie schon oben angedeutet, erscheint das aus dem 4. und 5. Kopfring bestehende Somit typisch ausgeprägt, und ihm gehört als centraler Nervensystemabschnitt der 2. Ganglioncomplex der Unterschlundganglienmasse an. Man kann daher den 1. Ganglioncomplex der letztern zutreffend als centralen Abschnitt des Nervensystems betrachten, welcher dem vom 3. Kopfring repräsentirten Somit entspricht. Seine ventralen Nerven verlaufen in der vordern Wurzel des 1. Nerven der Unterschlundganglienmasse, während die dorsalen Nervenbündel sowohl in den vom Schlundconnectiv ausgehenden Nerven als auch noch weiter in den Nerven der Oberschlundganglienmasse verlegt sind, was sich durch den medianen Verlauf dieser Nerven im vordern Körperende leicht erklären lässt.

Das eingehende Studium des Nervensystems sowohl in seinem centralen als auch in seinem peripheren Theil gab uns sichere Daten für die Beurtheilung der Metamerie des grössten Theiles des vordern Körperendes, und nun bleibt uns nur noch übrig, die 2 vordersten Kopfringe zu untersuchen, welche ausschliesslich vom Schlundconnectivnerven und vom Nerven der Oberschlundganglienmasse innervirt sind, d. h. also diejenigen, an deren Innervation die Unterschlundganglienmasse nicht Theil nimmt.

Der Schlundconnectivnerv verläuft (Taf. 10, Fig. 18) im längs gestreckten ventralen Abschnitt des 2. Kopfringes bis zum Quergang des 3. Ringes. Während dieses Verlaufs giebt (Taf. 10, Fig. 23—25) er nur einen ansehnlichen, schon oben erwähnten Zweig zum Auge des 3. Ringes und einige unbedeutende Nervenbündel zur Innervation des ventralen Integuments seines Ringes ab. In der Ebene des Quergangs des 3. Ringes theilt sich der in Rede stehende Nerv in 2 Zweige, von welchen ein jeder sich wiederum zweimal dichotomisch theilt (Taf. 10, Fig. 18 u. 26). Die auf solche Weise gebildeten 4 Paar Nervenbündel innerviren 4 Paar becherförmige Sinnesorgane. Hinter einander paarig liegend, befinden sich letztere nahe der Laterallinie des 2. Kopfringes, wobei man in einigen von ihnen Retinazellen in verschiedenen Entwicklungsstadien bemerken kann. Der dorsale Abschnitt des 2. Kopfringes ist von einigen Bündeln eines besondern Nervenzweiges versorgt, welchen diesen Ring vom Nerven der Oberschlundganglienmasse erhält. Im dorsalen Abschnitt befindet sich von Sinnesorganen nur eine einzige, gewöhnlich gut entwickelte Sensille, die auf der Paramarginallinie gelagert ist, und das Auge des 1. Paares von *Hirudo*. Das letztere liegt auf der intermediären Linie, obgleich man in dieser Hinsicht, in Folge der Verkürzung der Oberfläche dieses Ringes, sich nur mit Mühe orientiren kann. Doch befindet sich median vom Auge gewöhnlich eine Sinnesknospe, welche der paramedianen Sensille des gewöhnlichen Somits entsprechen muss. Die Ersetzung einer solchen Sensille durch eine einfache Sinnesknospe ist leicht erklärlich, wenn wir die geringe Oberfläche der Dorsalseite dieses Ringes und die Nachbarschaft eines gut entwickelten Auges in Betracht ziehen. Der grösste Theil der Nervenfasern des dorsalen Nervenzweiges verläuft nämlich zum Auge. Es sei nun bemerkt, dass die Sensille auf der paramarginalen Linie, wie man dies zuweilen in den folgenden Kopfringen deutlich erkennen kann, wahrscheinlich durch Verschmelzung von 2 solchen Sensillen gebildet ist, die im gewöhnlichen Somit auf der innern und der äussern Paramarginallinie liegen.

Wir sehen also, dass von den Merkmalen, die das Somit charakterisiren, nur die Sensillen und Augen im 2. Kopfring anwesend sind, während die Ringnerven hier fehlen. Dies erlaubt uns vorläufig noch nicht, die Somitfrage bezüglich des 2. Kopfringes in irgend einem bestimmten Sinne zu entscheiden, und wir werden noch weiter einschlägige Thatsachen abwarten müssen.

Der 1. Kopfring, oder richtiger das 1. Kopfsegment, wird ausschliesslich vom Nerven der Oberschlundganglienmasse innervirt (Taf. 10, Fig. 18 u. 26). In den gestreckten ventralen Abschnitt seines Ringes eintretend, verläuft er hier bis zum Quergang dieses Ringes, wobei er bisweilen unbedeutende Zweige zum ventralen Integument desselben abgiebt und nur in der Ebene des Quergangs des 4. Ringes einen ansehnlichen Zweig liefert, i. e. den dorsalen Nerven des Medianabschnitts des 4., 3. und 2. Kopfringes (Taf. 10, Fig. 23—25). Nahe dem Quergang des 1. Ringes giebt der in Rede stehende Nerv ein Nervenbündel nach aussen und ein ebensolches nach innen, welche sich beide gleich in 2 theilen. Darauf spaltet sich der Nerv selbst in 3 Zweige, von denen der innerste Zweig sich gewöhnlich in 3, der mittlere in 2 Bündel theilt. Als Resultat der Verzweigung des bezeichneten Nerven erscheinen somit 5 Paar Nervenbündel, welche 5 Paar becherförmige Sinnesorgane innerviren. Letztere ordnen sich paarig, mehr oder minder regelmässig auf 2 horizontalen Linien gleich seitwärts von der Medianlinie des Körpers, an, wobei gewöhnlich die 3 obern und dieser Linie am nächsten gelegenen mit verschieden entwickelten Retinazellen ausgestattet sind.

Aus dem Mitgetheilten geht hervor, dass der 1. Ring des vordern Körperendes von *Hirudo* uns zu wenig Anhaltspunkte giebt, um irgend eine Schlussfolgerung in Bezug auf seine Natur als ein Somit machen zu können. Die betreffenden Thatsachen sind dazu noch weniger ausreichend als beim 2. Kopfring.

F. Leydig (1864, p. 164) schreibt in Bezug auf *Hirudo*: „Es erfordert übrigens einige Mühe, die Ganglien sowohl wie die Nervengeflechte darzustellen, da nicht nur bei Mangel einer Leibeshöhle alles zwischen Muskeln, Drüsen, Bindegewebe etc. vergraben steckt, sondern auch Ganglien und Nerven sehr blass und fürs freie Auge kaum erreichbar sind.“ Hieraus resultiren gewisse Fehler, die in der Leydig-schen Abbildung der Innervation des vordern Körperendes bei *Hirudo* enthalten sind. Ziemlich richtig ist der Nerv der Oberschlundganglienmasse dargestellt, doch ist ihm eine überflüssige Sensille auf der innern

Paramedianlinie im das 4. Augenpaar tragenden Somit zugeschrieben. Dem Schlundconnectivnerven ist auch der Zweig des 2. Nerven der Unterschlundganglienmasse irrthümlich zugegeben, welcher vom letztern zum 3. Auge zieht. Die Zweige des bezeichneten 2. Nerven sind überhaupt von LEYDIG durchaus unrichtig dargestellt, indem der andere das 4. Augenpaar innervirende Zweig dem hypothetischen 3. Kopfnerven zugeschrieben ist. An der Zusammensetzung des letztern nimmt auch der dorsale Zweig zum 5. Auge von *Hirudo* Theil.

In den Abbildungen von LEYDIG sind auch noch andere Fehler vorhanden, die alle auf die Schwierigkeit der Präparirung zurückzuführen sind.

Nachdem wir die Lage der Augen von *Hirudo* genau festgestellt haben, wollen wir nun die einschlägigen Angaben der Autoren einer Prüfung unterwerfen. S. APÁTHY (1888, p. 211) schreibt: „Wenn wir in Betracht ziehen, dass die charakteristischen Längslinien der Körperoberfläche der Hirudineen mit einander nicht durchweg parallel verlaufen, sondern in dem Vorderkörper gegen das verjüngte Kopfende zu convergiren und in den Randzacken des 1. Ringes endigen, so finden wir das 1. Augenpaar in der innern, das 2. in der äussern Paramedian-, das 3. in der innern, das 4. und 5. in der äussern Paramarginallinie." Dagegen hat C. WHITMAN (1886, p. 364) vor einem Jahre viel richtigere Angaben geliefert: „The serial homology of the segmental papillae and the eyes is apparent from their arrangement; for the first pair of eyes replace a pair of median papillae; and the remaining four pairs of eyes replace as many pairs of the inner lateral papillae." Sodann sagt R. BLANCHARD (1894, p. 39) bereits ganz richtig: „Papilles segmentaires au nombre de 6 rangées sur le ventre, de 8 rangées sur le dos, les latérales internes en série avec les yeux." Nur eine detaillirte Untersuchung der Sinnesorgane in den augentragenden Ringen kann in dieser Frage den Ausschlag geben, und auf Grund einer solchen hat sich ergeben, dass die Augen von *Hirudo* auf der intermediären Linie des Körpers liegen.

Bei der Beschreibung des 5. Augenpaars habe ich mich schon über die Natur der Augen ausgesprochen. Im Gegensatz zu S. APÁTHY (1897), B. MAIER (1892) und R. HESSE (1897) fasse ich mit C. WHITMAN das Auge als Sensille auf, in welcher die Retinazellen eine ausserordentliche Entwicklung erreichen und mit einem Pigmentbelag umgeben sind. Doch erscheint die Sinnesknospe im Auge immer erhalten; sie liegt dem Pigmentbecher seitlich an, und der Nervenzweig theilt sich dabei in 2 Bündel — einen für

die Sinnesknospe, den andern für das Auge. Die strenge Localisirung der Sensillen im mittlern Somitringe von *Hirudo* lässt in dieser Beziehung keinen Zweifel übrig, und ich stelle die Existenz von zerstreuten Retinazellen im Mesenchym des Kopfs ausserhalb des Augen- oder Sensillencomplexes entschieden in Abrede, wie denn auch im gewöhnlichen Somit des Körpers keine freiliegenden Retinazellen vorhanden sind.

Die Reduction der Somite im vordern Körperende von *Hirudo*.

Im Vorhergehenden haben wir eingehend besprochen, wie sich das gewöhnliche Somit von *Hirudo* im Kopfende allmählich reducirt.

Wie wir sahen, ist das 2. Präclitellarsomit von 4 Ringen gebildet, von welchen der vorderste dem 1. und 2. Ringe des gewöhnlichen Somits gleich erscheint, jedoch ist das betreffende Neurosomit im vollen Umfang dargestellt. In seiner Innervation ganz normal bleibend, hat das 1. Präclitellarsomit nur 3 Ringe, von welchen der hintere dem 4. und 5. Ringe des gewöhnlichen Somits, der vordere dem 1. und 2. entspricht. Das 4. Somit, welches von der Unterschlundganglienmasse innervirt ist, enthält ebenfalls 3 Ringe. Von den letztern erscheint nur der vordere ein wenig schwächer ausgebildet als im folgenden Somit, das Neurosomit aber bewahrt auch hier alle hauptsächlichsten Abschnitte, die den 5 Ringen des gewöhnlichen Somits eigen sind. Das 3. Somit der Unterschlundganglienmasse weist dorsal auch 3 Ringe auf; ventral aber sind nur 2 Ringe ausgebildet. Das Nervensystem jedoch zeigt auch hier alle den 5 Ringen des gewöhnlichen Neurosomits eigenen Bestandtheile. Das 2. Somit der Unterschlundganglienmasse besteht aus 2 Ringen, von denen der vordere den 3 vordersten Ringen des gewöhnlichen Somits, der hintere dem 4. und 5. entspricht. Die Innervation dieses Somits erscheint ventral in Folge der Lage des Somits im Mundnapf reducirt, im Grossen und Ganzen jedoch besitzt sein Neurosomit alle wichtigen gewöhnlichen Bestandtheile. Obgleich der für den 5. Ring charakteristische Nervenzweig mit dem grossen Schlauche hier ganz fehlt, erscheint dennoch der 2. Ring dieses Somits mit dem hintern des folgenden identisch. Daher wird es richtiger sein, anzunehmen, dass sein Verschwinden durch die Lage des Somits im Mundnapf bedingt wird, wo nur ein einziger ventraler Längsmuskelstrang vorhanden und dazu noch lateralwärts verschoben ist, als sein Fehlen dem Schwinden dieses Somitabschnitts, welcher dem 5. Ringe des gewöhnlichen Somits

entspräche, zuzuschreiben. Das 1. Somit der Unterschlundganglienmasse ist nur von einem einzigen Ringe gebildet, worin der höchste Grad der Reduction zum Ausdruck gelangt. Da aber alle für das gewöhnliche Neurosomit wichtigen, obgleich hier ventral stark reducirten Bestandtheile diesem Somit ebenfalls eigen sind, so kann man, das in Bezug auf das Schwinden des Nervenzweiges des 5. Ringes Gesagte berücksichtigend, annehmen, dass der einzige Ring des 1. Somits der Unterschlundganglienmasse allen 5 Ringen des gewöhnlichen Somits zusammen entspricht.

Hier ist es am Platze, die Anschauungen, welche von S. Apáthy (1888) in Bezug auf die Reduction der Hirudineensomite ausgesprochen sind, einer Prüfung zu unterwerfen. Seiner Meinung nach kann man alle Modificationen des gewöhnlichen Somits auf die zwei folgenden Vorgänge zurückführen, nämlich erstens auf eine „Verkürzung" und zweitens auf eine „Reduction", und „es ist", wie er behauptet, „in der That in ihrer [d. h. der Gnathobdelliden] äusseren Morphologie keine Einzelheit vorhanden, welche damit nicht in Einklang zu bringen wäre".

Zur ersten Kategorie von Vorgängen, d. h. zur Verkürzung, rechnet Apáthy 1) die einfache Verringerung in der Grösse der Somitringe und 2) die Verschmelzung der Somitringe, welche zu ein und demselben Somitdrittel gehören, d. h. also mit andern Worten, das Verschwinden der sie trennenden Furchen. Auf die erste Art von Verkürzung brauche ich hier nicht weiter einzugehen, da dieselbe unbestreitbar und von selbst verständlich ist. Die zweite Verkürzungsart erscheint ebenfalls als ein durchaus begreiflicher und thatsächlich bestehender Vorgang. Allein, obgleich das „Gesetz der Somitdrittel" von Apáthy noch keineswegs absolute Geltung beanspruchen kann, so ist es dennoch als Ausdruck für einen gewissen phylogenetischen Vorgang recht zulässig. Deswegen kann auch die zweite Verkürzungsart, d. h. die Vereinigung der Ringe innerhalb eines solchen Drittels, nur als eine secundäre Erscheinung betrachtet werden. Dies spricht sich in der Verschmelzung des 1. Somitringes mit dem 2. sowie des 4. mit dem 5. aus.

Anders steht es mit den Erscheinungen der „Reduction". Die letztere stellt nach Apáthy ein Ausfallen bestimmter Somitdrittel in der Ontogenie dar, d. h. ein volles Verschwinden derselben gemäss dem Gesetz der Somitdrittel. Dabei soll Anfangs das vorderste Drittel zu Grunde gehen, darauf das hintere, und auf solche Weise kann nun nur das mittlere Drittel erhalten bleiben. Eine weitere

Reduction ist unmöglich. Apáthy erklärt einen derartigen Vorgang folgendermaassen: „Sobald bei dem Functionswechsel des betreffenden Körpertheils gewisse Organe überflüssig werden, verschwindet auch jenes Drittel des innern Somits, an welches dieses Organ oder diese Gruppe von Organen resp. Functionen gebunden war, ebenfalls; damit schwinden auch jene Theile der äussern Ringelung, des äussern Somits, welche diesem Somitdrittel zugehörten."

Hier möchte ich nun darauf aufmerksam machen, dass das 1. Somit der Unterschlundganglienmasse das 2. in Bezug auf ihre Function und die ihnen eigenen Organe eigentlich identisch sind. Warum besteht aber dann das eine nur aus einem einzigen Ringe, während das andere 2 Ringe enthält? Hiermit gelangen wir zur Frage nach dem Ursprung der Somitdrittel und der Somitringe überhaupt.

Bekanntlich nimmt Apáthy als Urtypus das Somit von *Piscicola* an, in welchem seiner Zählung nach 12 Ringe vorhanden sind. Ich glaube jedoch, dass wir nach den vorliegenden morphologischen Befunden keinen genügenden Grund haben, *Piscicola*, wie das Apáthy will, als den primitivsten Typus der Hirudineen zu betrachten, da die Thatsachen weit eher auf eine Abstammung der Ichthyobdelliden von *Protoclepsis* nahe stehenden Arten hinweisen. Ausserdem müssen wir aber noch in Betracht ziehen, dass die Somitdrittel, welchen bei den meisten Glossosiphoniden die nur in der Dreizahl vorhandenen Somitringe entsprechen, in den Modificationen des Somitbaues der übrigen Hirudineen ein beständiges Vorkommen aufweisen, während die 12 *Piscicola*-Ringe keine Rolle spielen. Aus diesem Grunde müssen wir die Ausbildung der Somitdrittel als eine phylogenetisch ursprüngliche Erscheinung auffassen, dagegen die weitere Eintheilung des Drittels in eine variirende Zahl von Ringen, was besonders die modernen Untersuchungen gezeigt haben, als etwas Secundäres betrachten. Wären aber die *Piscicola*-Ringe das Ursprüngliche, woher würde dann das Gesetz der Somitdrittel eine solche Beständigkeit aufweisen, wie es thatsächlich der Fall ist?

Die Ausbildung der Somitdrittel ist nun keineswegs von einer vorwiegenden Function des gegebenen Somitabschnitts als Ganzes abhängig zu denken, sondern betrifft bloss die äussere Körperwand und macht sich hier als Folge einer Anpassung an die Bewegung geltend, analog demjenigen Vorgang, wie wir uns den Ursprung der Ringelung überhaupt vorzu-

stellen haben. Hier liefern uns die Erscheinungen der Somitverkürzung gute Belege für die Richtigkeit der eben ausgesprochenen Anschauung.

Es scheint mir viel richtiger, anzunehmen, wie dies C. WHITMAN (1892) u. A. ausgesprochen hatten, dass die Somitdrittel, indem sie nur als eine Art Hautdifferenzirung erscheinen, in einer gewissen Folge zur Ausbildung gelangten: zuerst entstand wahrscheinlich die hintere Trennungsfurche und darauf die vordere. Was nun die weitere „Verkürzung" in den Somitmodificationen betrifft, so könnte man sich dieselbe in der Weise zu Stande gekommen denken, dass mit dem Schwinden der vordern Furche das vordere Drittel mit dem mittlern verschmolz und darauf sich mit dem letztern das hintere Drittel vereinigte, indem auch die hintere Furche verschwand.

Dieser Vorgang muss in den oben erwähnten Kopfsomiten stattgefunden haben. Im 2. Somit der Unterschlundganglienmasse verschmolz das vordere Drittel mit dem mittlern, während im 1. Somit sowohl das vordere als auch das hintere mit dem mittlern Drittel vereinigt ist. Dagegen behauptet APÁTHY (1887) in Bezug auf das 2. Somit der Unterschlundganglienmasse, dass es reducirt sei und seine zwei zurückgebliebenen Drittel der Verkürzung unterworfen wären. Dass wir hier jedoch nichts anderes vor uns haben als ein Verschwinden der Furchen und somit ein Verschmelzen der Ringe, das geht aus dem Verhalten des entsprechenden Neurosomits ganz klar hervor: kein wichtiger Abschnitt desselben ist ausgefallen. Wäre hier eine Reduction in dem Sinne von APÁTHY, d. h. durch Verschwinden der entsprechenden Drittel, vorhanden, so müsste natürlich auch der betreffende Abschnitt des Nervensystems ausgefallen sein. Wenn aber dieser Abschnitt erhalten blieb, so ist er eben mit den zugehörigen Organen und Geweben vorhanden, wie es thatsächlich der Fall ist.

Wenn nun in den Kopfsomiten von *Hirudo* eine Reduction im Sinne von APÁTHY nicht vorhanden ist, so entsteht die Frage: existirt eine solche Reduction überhaupt?

Die Thatsachen stellen dies in Abrede. Obgleich die Somitmodificationen in ihrer natürlichen Folgenreihe zu einem einringeligen Somit führen, so sind in dem letztern dennoch alle dem gewöhnlichen Somit eigenen Nervensystem-Abschnitte vorhanden.

Indem ich nun den Ausdruck „Reduction" beibehalte, will ich hervorheben, dass dies nicht im Sinne Apáthy's geschieht, sondern, wie allgemein üblich, zum Bezeichnen der regressiven Somitmodificationen überhaupt. Hiermit steht Apáthy's Begriff der „Verkürzung" durchaus im Einklang.

Das reducirte Somit ist ein Somit, welches eine geringere Zahl von Ringen enthält, als es bei den Vorfahren der gegebenen Hirudineenart hatte.

C. Whitman (1892) unterscheidet bei den Hirudiniden: „supplemented somites (five rings, rarely four), type-somites (three rings) and abbreviated somites (1—2 rings)"; nach ihm wäre also das „type-somite" eine allgemeine Norm für alle Hirudiniden.

Wie schon gesagt, erscheint das „Somitdrittel" überhaupt als ein gewisser Ausdruck der phylogenetischen Vorgänge und hat darum eine bestimmte morphologische Bedeutung; in demselben Sinne ist auch das „type-somite" Whitman's annehmbar. Doch giebt das noch keinen genügenden Grund ab, um das 5ringelige Somit der Gnathobdelliden nicht als einen typischen Zustand für diese gelten zu lassen, sondern als ein „supplemented" Somit zu betrachten. Um consequent zu sein, müssten wir dann das 3ringelige Somit der meisten Rhynchobdelliden ebenfalls für ein „supplemented" Somit halten im Vergleich zu dem 2ringeligen Somit von *Microbdella*, welch letzteres in solchem Falle als „type-somite" der Hirudineen zu betrachten wäre. So schreibt denn auch W. Castle (1900) thatsächlich Folgendes: „The intermediate condition [d. h. das 2ringelige Somit] just described not improbably represents a true phylogenetic stage in the formation of three-ringed type of somite."

Gehen wir noch weiter, so muss schliesslich als typisches Somit unbedingt das einringelige Somit angenommen werden, was dann den primitivsten Zustand darstellen würde, wie solches schon Moore (1900) ziemlich bestimmt angedeutet hatte; und auf diesem einringeligen Somit hätten sich alle übrigen Modificationen entwickelt.

Aus diesem Grunde halte ich ein allgemein gültiges „type-somite" der Hirudineen für unzulässig, fasse dagegen als ein für eine bestimmte Art typisches Somit das Somit des Mittelkörpers auf, d. h. ein solches, welches in einer grössern Anzahl bei dieser Hirudineenart vorhanden ist, wie z. B. Bristol (1898) das 5ringelige Somit bei *Herpobdella lateralis* als „typisches Somit" bezeichnet. „Typisch bei jeder Art", schreibt Apáthy (1887), „sind die Somite des Mittelkörpers, mit Ausnahme

des ersten und des letzten, von welchen das eine oder das andere, resp. alle beide mehr oder weniger modificirt sein können."

Das vordere Körperende von *Herpobdella lateralis* Say ist in Bezug auf seine Metamerie und Innervation von C. Bristol (1898) untersucht worden. Man kann aus seiner zwar detaillirten, aber dennoch nicht ausreichenden Beschreibung ersehen, dass das vordere Körperende dieser Art sehr stark reducirt ist. Diese auch unsern Herpobdellen gemeine Eigenthümlichkeit ist durch ihre Lebensweise bedingt. Sie haben den Parasitismus aufgegeben und sind echte Raubthiere geworden, deren Vordernapf als ein solcher functionslos erscheint. In dieser Hinsicht weist das vordere Körperende der Herpobdellen complicirtere Beziehungen als bei *Hirudo* auf.

Die Herpobdelliden bei Seite lassend, wollen wir uns zu den Rhynchobdelliden wenden, wo wir primitivere Beziehungen vorfinden.

Von den letztern war nur eine einzige Art, *Glossosiphonia hollensis* Whitm., in Bezug auf ihre Innervation und Metamerie von C. Whitman (1892) genügend untersucht. Was nun die übrigen Rhynchobdelliden anbelangt, so ist nur die äussere Metamerie ihres vordern Körperendes bekannt. Da es mir darauf ankam, die Metamerie und Innervation des Kopfendes bei einer Art kennen zu lernen, wo die Kopfsomite am wenigsten reducirt waren, so wählte ich als Untersuchungsobject eine *Protoclepsis*, nämlich *Protoclepsis tessellata* Braun. Schon S. Apáthy (1888) schrieb in Bezug auf diese Art, dass sie „unter allen untersuchten Arten die einfachsten und klarsten Verhältnisse darbietet".

Die Somite, welche auf die Kopfregion folgen, sind bei dieser Art von gewöhnlichen Bauchganglien innervirt und schon ganz typisch gebaut. Deswegen will ich mich nur auf die Somite der Kopfregion beschränken, welche ausschliesslich von der Unterschlund- und Oberschlundganglienmasse innervirt sind.

Die äussere Morphologie der Kopfregion von *Protoclepsis tessellata.*

Sehen wir uns die Kopfregion von *Pr. tessellata* von oben an, so bemerken wir, dass das vordere Körperende, nach und nach sich verengernd, keinen abgesonderten oder auch nur unterscheidbaren Napf bildet. Es ist aus 4 gut ausgeprägten Somiten zusammengesetzt, von denen jedes ca. 3 Ringe enthält, und ausserdem noch aus 3 Ringen,

welche rostrad von den erwähnten Somiten liegen. Der hinterste von diesen 3 Ringen verschmilzt meist mit dem mittlern, der mittlere trägt das 1. Augenpaar, und der vorderste stellt ein das Vorderende des Kopfes bildendes Segment dar. Der vorderste Ring des 1. Kopfsomits ist nur selten gut ausgeprägt und meist mit dem mittlern Ringe seines Somits verschmolzen. Auf diesem Somit sowie auch auf den 2 folgenden befinden sich das 2., resp. 3. und 4. Paar Augen, die auf der innern Paramedianlinie des Körpers gelegen sind. Das 4., d. h. letzte Somit der Kopfregion von *Pr. tessellata* weist, von oben betrachtet, nichts Besonderes auf.

S. Apáthy (1888) und R. Blanchard (1892) geben gute Abbildungen des Vorderendes von *Pr. tessellata*, welche sie nur durch ihre Somitzählung verdunkeln.

Von unten gesehen, stellt das vordere Körperende einen gut ausgebildeten Napf dar, dessen Unterlippe vom 3., d. h. hintersten Ringe des 2. Kopfsomits gebildet ist. Die Mundöffnung liegt an der Vorderlippe des Napfes, gerade an der Grenze zwischen dem 1. Kopfsomit und dem vorhergehenden Ringe, dem 3., von vorn gerechnet. Auf solche Weise nimmt an dem Aufbau des Vordernapfes nur das 1. und 2. Kopfsomit Theil, während die übrigen, d. h. das 3. und das 4. Kopfsomit, sich ihrer Form nach an die nächstfolgenden Körpersomite anschliessen, nur sind sie ventral ein wenig reducirt. Am 3. Somit erkennt man nämlich nur einen einzigen Ring auf der ventralen Medianlinie, lateralwärts aber erscheint Anfangs eine Furche, die den hintersten Abschnitt abtheilt, darauf eine zweite Furche, welche den vordersten Abschnitt abgrenzt, und nahe der Laterallinie ist das 3. Kopfsomit bereits typisch von 3 Ringen gebildet. Das 4. Kopfsomit ist auf der ventralen Medianlinie von 2 Ringen, dem Sensillen tragenden und dem darauf folgenden, gebildet, und nur nahe der Laterallinie sondert sich der 1. Ring des Somits vom Sensillen tragenden ab.

Die Grenzfurchen zwischen den einzelnen Ringen des 2. und 1. Kopfsomits setzen sich von der Rückenauf die Ventralseite fort und bilden hier auf dem Napfe eine Reihe von 4—5 Querfurchen. In dieser Beziehung unterscheidet sich *Protoclepsis tessellata* von *Hirudo medicinalis*. Die 3 vordersten Ringe des Kopfes sind ventral auf der Vorderlippe des Napfes gar nicht zu unterscheiden.

In Bezug auf die Metamerie giebt uns im innern Bau des vordern Körperendes die Musculatur und das Nervensystem die lehrreichsten Aufschlüsse, während das Mesenchym und die hier zahlreich vorhan-

denen Drüsen sowie der Kopfabschnitt des Darmes nicht von Belang sind.

Die Musculatur des Kopfendes von *Protoclepsis tessellata*.

Die Musculatur zeigt im Allgemeinen dieselben Beziehungen, welche im gewöhnlichen Somit des Körpers existiren. Auf solche Weise setzt sich die Schicht der Ringmuskeln in alle Kopfsomite ununterbrochen fort; in den 3 vordersten Kopfringen wird sie nur schwächer, weist jedoch keine besondern Abweichungen auf. Die Diagonalmuskeln erscheinen in der Kopfregion von *Pr. tessellata* fast ganz unentwickelt, dagegen sind die dorso-ventralen Muskeln gut ausgebildet. Sie ordnen sich in den 3 vordersten Kopfringen, d. h. vor dem Munde, ganz regelmässig an; in den 2 vordersten Kopfsomiten bleiben diese Beziehungen unverändert, im 3. Kopfsomit aber bemerken wir, dass ihre ventralen Anheftungsstellen in die Hinterlippe des Napfes verlegt sind. Anders steht es mit der Längsmusculatur, welche gemäss der Function des Vordernapfes wichtigen Veränderungen unterworfen ist. Ein geringer Theil der ventralen Längsmuskelbänder verläuft regelmässig bis zur Mundöffnung, nach vorn von welcher sie nach und nach verschwinden; der grössere Theil aber heftet sich mit seinen Endverzweigungen am ventralen Integument des Napfes an und endet hier. Die lateralen Längsmuskelbänder, an Zahl und Mächtigkeit abnehmend, gelangen bis vor den Mund und vereinigen sich hier mit den entsprechenden Längsmuskelbändern der andern Seite des Körpers, um die Muskelbogen zu bilden. Die dorsalen Längsmuskelbänder lenken grössten Theils nach unten ab und inseriren hier mit ihren Endverzweigungen ebenfalls am Boden des Napfes. Ein geringer Theil dieser Muskeln setzt seinen regelmässigen Verlauf fort und geht bis zum vordern Körperende, wo er allmählich verschwindet. Die Mundöffnung ist von speciellen Ringmuskeln umgeben, die vom beschriebenen Muskelsystem unabhängig sind. Dabei sei bemerkt, dass noch besondere Muskelbündel in der Hinterlippe des Napfes vorhanden sind, welche, bogenartig verlaufend, den von der Hinterlippe gebildeten Winkel ausfüllen.

Alle hier angegebenen Besonderheiten der Musculatur des Napfes lassen sich ungezwungen auf die Function der letztern zurückführen, und ihr Verlauf ist ungefähr derselbe wie im gewöhnlichen Körpersomit, so dass hier von derartigen Abänderungen der ur-

sprünglichen Verhältnisse, wie wir sie in den Kopfsomiten von *Hirudo* gesehen haben, nicht die Rede sein kann.

Wie schon oben gesagt war, besteht das centrale Nervensystem der Kopfregion von *Protoclepsis tessellata* aus der Unterschlund- und Oberschlundganglienmasse. Für viele Glossosiphonien sind bereits gute Beschreibungen dieser Ganglienmassen vorhanden (Whitman, Castle u. A.), und zur Bereicherung des Thatsachenmaterials will ich denselben noch die Beschreibung dieser Gebilde von *Pr. tessellata* anreihen.

Die Unterschlundganglienmasse von *Protoclepsis tessellata.*

Die centrale Fasermasse der Unterschlundganglien bildet 4 gut ausgeprägte Abschnitte, welche durch schwache Einschnürungen peripherisch angedeutet sind. Ein jeder von diesen Abschnitten ist durch Complexe von Nervenbündeln charakterisirt, indem nämlich je 2 Bündel von queren Nervenfasern die Connectivstämme median vereinigen. Jedes Paar Bündel stellt gleichsam ein Ganzes dar, da die Fasern eines Paares sich ventral einander nähern, während dorsal das vordere und das hintere Querbündel sehr scharf umschrieben sind (Taf. 9, Fig. 14).

Unter jedem Querbündel befindet sich eine peripherisch gelagerte Gliazelle, die der medianen Sternzelle des gewöhnlichen Bauchganglions entspricht. In der ganzen Unterschlundganglienmasse bemerkt man auf solche Weise 4 Paar Querbündel und dem entsprechend auch 4 Paar mediane Gliazellen. Ausserdem befinden sich seitlich peripherisch eingelagerte Gliazellen zwischen den 4 erwähnten Abschnitten der centralen Fasermasse. Eine jede solche Zelle liegt in der Einschnürung der Fasermasse, also sind in der ganzen Unterschlundganglienmasse deren 3 Paare vorhanden. Wenn nun jeder Abschnitt der centralen Fasermasse einem gewöhnlichen Ganglion entspricht, so erscheinen diese Gliazellen den Connectivzellen homolog, nur weist ihre peripherische, seitliche Lage einen unwesentlichen Unterschied auf, welcher durch die Verhältnisse der Unterschlundganglienmasse bedingt wird. In Folge der Verkürzung der Connective sind auch solcher Gliazellen in jedem Connectivstamm nur je eine anstatt der 2 des gewöhnlichen Bauchstrangconnectivs vorhanden.

Ventral und seitlich ist die centrale Fasermasse der Unterschlundganglien von Ganglienzellenpacketen bedeckt, welche sich den 4 Abschnitten der Fasermasse entsprechend gruppiren. Jedem Abschnitt

liegen nämlich 6 Packete an — ein Paar ventral median und 2 Paare lateral —, und die ganze Unterschlundganglienmasse enthält somit 24 Packete, d. i. 8 mediane und 16 laterale. Das hinterste Medianpacketpaar (Taf. 9, Fig. 13) erscheint seiner Lage nach demjenigen des gewöhnlichen Ganglions ähnlich, während die beiden Packete des vordersten Paares unter einem Winkel zu einander liegen. Sie stellen zwei rechtwinklige Dreiecke dar, welche mit ihren Hypotenusen an einander grenzen und zusammen ein Rechteck bilden. Die 2 mittlern Medianpacketpaare erscheinen in ihren gegenseitigen Beziehungen als Zwischenstufen zwischen dem hintersten und dem vordersten Paare. Hierin ist *Protoclepsis tessellata* mit *Glossosiphonia hollensis* Whitm. (Whitman, 1892) und *Gl. parasitica* Say (Castle, 1900) fast identisch.

Die seitlichen Ganglienzellenpackete (Taf. 9, Fig. 15) haben eine ovale Form, doch erscheint dieselbe durch den Druck der angrenzenden Packete etwas unregelmässig; die beiden vordersten werden hierdurch dreieckig. Eine Besonderheit stellt das 1. Paar der seitlichen Ganglienzellenpackete dar; sie sind nämlich nicht seitlich, sondern in unmittelbarer Folge vor den Medianpacketen auf den hier aus einander weichenden Connectivstämmen gelegen. Bisher hielt man sie für Medianpackete, deren seitliche Packete schon in die Oberschlundganglienmasse einbezogen sind, und als vorderste seitliche Packete unseres 1. Ganglionabschnitts der Unterschlundmasse nahm man die den seitlichen Ganglienzellenpacketen angrenzenden Packete der Oberschlundmasse an. In dieser Beziehung halte ich die Thatsachen, welche von mir für die Gnathobdelliden angeführt waren, um so mehr für entscheidend, als auch alle übrigen Befunde, wie der Bau der Centralfasermasse, die Lage ihrer Gliazellen und die Wechselbeziehungen der übrigen Ganglienzellenpackete, bei den Gnathobdelliden und bei *Protoclepsis tessellata* die gleichen sind. Diese Identität verstärkt sich noch dadurch, dass im vordersten Abschnitt der Centralfasermasse von *Pr. tessellata* ein noch zu erwähnendes Querbündel vorhanden ist, das die vorderste Grenze der Unterschlundganglienmasse bildet (Taf. 9, Fig. 14). Diesem Querbündel liegt das 1. Paar der vordersten Seitenpackete an.

An der Grenze zwischen den seitlichen und medianen Ganglienzellenpacketen gehen die Nerven der Kopfsomite von der centralen Fasermasse ab.

Die Innervation des 4., 3. und 2. Kopfsomits von *Protoclepsis tessellata.*

Im letzten Ganglionabschnitt der Unterschlundmasse nehmen 3 Nervenpaare ihren Ursprung (Taf. 9, Fig. 15), wie es auch beim gewöhnlichen Bauchganglion der Fall ist. Der hinterste von diesen 3 Nerven entspringt zwischen dem 1. und 2. (von hinten gerechnet) Seitenpacket und stellt einen mittelstarken Nerv dar, welcher sich bald nach seinem Austritt an einer gewissen Strecke seines Verlaufs mit dem vorhergehenden Nerven vereinigt. Der letztere hat seinen Ursprung zwischen dem 2. und 3. Seitenpacket. Dies ist ein mächtiger Nerv, welcher mit einem Theil seiner Fasern an der Zusammensetzung des Dorsalnerven theilnimmt. Der andere Theil des Dorsalnerven ist von einigen Fasern des 1. Nerven des hintersten Ganglionabschnitts gebildet. Dieser schwach ausgeprägte Nerv tritt nur ein wenig dorsal über dem mittlern aus der centralen Fasermasse hervor.

Der hinterste von diesen Nerven sondert sich vom mittlern aufs Neue beim Eintritt in die Längsmusculatur und bildet, in den 3. Ring des 4. Kopfsomits eindringend, einen typischen hintern Ringnerv mit dem Zweige zu den 2 ventralen Hauptlängsmuskelsträngen im hintern Abschnitt dieses Ringes. Die Details seines Verlaufs will ich hier übergehen, weil sie schon oben bei der Beschreibung des Neurosomits von *Pr. tessellata* gegeben sind.

Der ventrale Theil der Fasern des mittlern Nerven stellt einen typischen sensitiven Nerven dar, welcher in allen Beziehungen dem sensitiven ventralen Nerven des gewöhnlichen Somits gleicht, während der Dorsalnerv, dessen Ursprung oben beschrieben war, einen typischen dorsalen, sensitiven Nerven des Somits bildet. Die Sensillen im mittlern Ringe des 4. Kopfsomits sind gut und typisch ausgebildet, nur haben die innere paramarginale ventrale sowie die intermediäre dorsale Sensille eine stärkere Entwicklung.

Der vorderste Nerv ist in allen Beziehungen ein echter vorderer Ringnerv des Somits.

Das Neurosomit erscheint folglich im 4. Kopfsomit ganz typisch ausgebildet, und nur der Dorsalnerv weist in seinem Ursprung von dem mittlern und dem vordern Nerven eine gewisse Abweichung auf. Doch ist diese Thatsache leicht zu erklären: es sind nämlich die sensitiven Nervenfasern ein wenig mehr nach vorn, so zu sagen, näher ihrem Bestimmungsort.

C. Whitman (1892) hat das 4. Kopfsomit von *Gl. hollensis* in seiner Innervation recht gut, obgleich nicht ausführlich genug, abgebildet, und wir können sagen, dass bei *Pr. tessellata* und *Gl. hollensis* das 4. Kopfsomit die gleichen Beziehungen in seinem Neurosomit bekundet.

Unter dem 4. seitlichen Ganglienzellenpacket der Unterschlundganglienmasse (von hinten gerechnet) nimmt zunächst eine schwache Nervenwurzel ihren Ursprung (Taf. 9, Fig. 15), und gleich darauf geht eine viel mächtigere Wurzel ab. Diese beiden Nervenwurzeln sondern sich von der Centralfasermasse an der Grenze zwischen den seitlichen und ventralen Packeten ab. Schon seitlich und über ihnen entspringt noch eine Nervenwurzel. Sie ist sehr stark, und gleich nach ihrem Austritt giebt sie ein kleines Nervenbündel ab, welches zu den ventralen Wurzeln verläuft, während der Hauptzweig, dorsalwärts aufsteigend, einen mächtigen Dorsalnerven bildet. Zuweilen trennen sich die 2 bezeichneten Nervenbündel von der centralen Fasermasse unabhängig von einander ab, ihr weiterer Verlauf aber bleibt dennoch derselbe. Nahe der Unterschlundganglienmasse vereinigen sich die 2 ventralen Nervenwurzeln; ihnen schliesst sich darauf der bezeichnete schwache Nervenzweig der seitlichen Wurzel an, und so bildet sich ein gut entwickelter Nerv, der ausschliesslich das 3. Kopfsomit versorgt.

Während des Verlaufs im 4. Kopfsomit zieht der ventrale Nerv des 3. Kopfsomits (Taf. 11, Fig. 27) oberhalb der ventralen Längsmuskelbänder hinweg, gelangt so zum 7. Längsmuskelband und theilt sich nahe dem Eintritt in sein Somit in seine Hauptzweige. Er liefert nämlich ein Nervenbündel nach innen, medianwärts zur Innervation des ventralen medianen Theils des 3. Kopfsomits, darauf ein eben solches Bündel nach aussen, wie es sich im gewöhnlichen Neurosomit vom mittlern Nerven abzweigt, und endlich theilt sich der zurückbleibende mächtige Nerv in 3 weitere Bündel.

Das eine von den letztern, welches einen kleinen Nerven darstellt, durchdringt die Längsmusculatur und tritt nahe dem äussern paramedianen ventralen Längsmuskelstrang zwischen die Längs- und Diagonalmuskeln ein. Weiter verläuft dieser Nerv im hintern Ringe des 3. Kopfsomits und bildet den typischen hintern Ringnerven des Somits mit allen zugehörigen Nervenzellen der grossen Nervenschläuche. Der Nervenzweig zu den ventralen Hauptlängsmuskelsträngen sondert sich von ihm gewöhnlich noch über den Längsmuskeln ab.

Der 2. von den 3 in Rede stehenden Nervenzweigen ist ein mächtiger Nerv (Taf. 11, Fig. 28), der sich beim äussern paramedianen

ventralen Längsmuskelstrang zur Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur begiebt und hier, Anfangs ventral, darauf lateral verlaufend, im mittlern Ring des 3. Kopfsomits, den ventralen sensitiven Nerv des Somits darstellend, hinzieht. Er versorgt mit seinen Fasern die Sensillen auf der äussern paramarginalen ventralen Linie, auf der Lateral-linie und auf der äussern paramarginalen dorsalen Linie, ferner die Sinnesknospen auf der intermediären und der innern paramarginalen dorsalen Linie. Eine Nervenknospe der äussern paramedianen ventralen Linie erhält ein Nervenbündel vom oben erwähnten Zweige zum Mediantheil des 3. Kopfsomits. Alle ventralen Sensillen und Sinnesknospen sind stark lateralwärts verschoben, sehr mächtig entwickelt und nähern sich ihrem Bau nach den sogenannten becherförmigen Organen.

Der 3. von den beschriebenen Nervenzweigen ist klein; zwischen die Längs- und Diagonalmusculatur beim 7. Längsmuskelband eintretend, verläuft er weiter im vordern Ringe des 3. Kopfsomits, seinen Beziehungen nach den typischen vordern Ringnerven des Somits bildend. Auf solche Weise ergiebt sich, dass der Nerv des 3. Kopfsomits alle ventralen Nerven des gewöhnlichen Somits in sich einschliesst. Im Zusammenhang hiermit steht weiter, dass er von 3 Wurzeln gebildet ist, von welchen dem entsprechend die mächtige mittlere Wurzel den ventralen sensitiven Nerven, die kleine hintere ventrale Wurzel den hintern Ringnerven und die kleine vordere seitliche Wurzel den vordern Ringnerven des 3. Kopfsomits darstellen.

In Bezug auf diesen Nerven weichen die Beobachtungen Whitman's über *Gl. hollensis* von den meinigen besonders darin ab, dass er den 9. Kopfring, welcher schon dem 2. Kopfsomit angehört, vom bezeichneten Nerven versorgen lässt. Diese Whitman'sche Angabe halte ich für unrichtig, sowohl auf Grund meiner directen Untersuchungen als auch schon aus theoretischen Gründen, namentlich deswegen, weil stets eine strenge Localisirung der Ringnerven stattfindet.

Der Dorsalnerv des 3. Kopfsomits (Taf. 11, Fig. 27) steigt gegen den Rücken auf und giebt im mittlern Ringe (Taf. 11, Fig. 28) desselben unter den Längsmuskeln einen Zweig zur innern paramedianen Linie des Körpers, einen andern zur intermediären ab; selbst aber verläuft er nach vorn in das 2. Kopfsomit. Zuweilen bleibt die Individualität dieses Nerven nicht gewahrt, indem er, in 2 Zweige getheilt, in das 2. Kopfsomit eintritt. Der eine von diesen Zweigen nimmt dann seinen Ursprung vom Nervenbündel zur innern Paramedianlinie, der andere von demjenigen zur Intermediärlinie. Vom ersten Nervenbündel wird das Auge des 4. Paares von *Pr. tessellata* innervirt.

Dieses Auge stellt eine gut entwickelte Nervenknospe dar, neben welcher eine Gruppe von Retinazellen gelegen ist, die mit nach hinten offenen Pigmentbechern ausgestattet sind. Das Auge ersetzt die Sensille auf der innern paramedianen Linie. Die Sensille auf der äussern Paramedianlinie ist durch eine einfache Nervenknospe ersetzt, während die Sensille auf der intermediären Linie gut entwickelt erscheint, doch ist sie stark lateralwärts verschoben. Hier haben wir vielleicht eine besondere Entwicklung von einer sonst nur sporadisch auftretenden Sinnesknospe zwischen der innern paramarginalen und der intermediären Linie vor uns, wobei die Sensille auf der Intermediärlinie nur als schwache Sinnesknospe zurückbleibt. Die beiden zuletzt genannten Sinnesorgane werden vom äussern Zweige des Dorsalnerven versorgt. Whitman (1892) begeht hier, wie mir scheint, den Fehler, dass er die Sensille der intermediären Linie vom Dorsalnerven des 4. Kopfsomits innerviren lässt.

Das 3. Kopfsomit stellt somit in seinem Nervensystem ein unverändertes, typisches Neurosomit dar, welchem central der 3. Ganglioncomplex der Unterschlundganglienmasse angehört. Nur der Dorsalnerv bietet eine Abweichung dar, da er noch ausserdem der Innervation des 2. Kopfsomits dient und also ein zusammengesetzter Nerv ist, wovon noch weiter die Rede sein wird.

Unter dem 3. (von vorn gerechnet) Seitenpacket der Unterschlundganglienmasse nehmen ihren Ursprung 2 Nervenwurzeln (Taf. 9, Fig. 15), von denen die eine, starke, fast ventral abgeht, die andere, sehr kleine, schon seitlich entspringt; beide vereinigen sich bald darauf mit einander. Der auf solche Weise gebildete Nerv dient ausschliesslich zur Innervation des 2. Kopfsomits.

Während seines Verlaufs im 3. Kopfsomit (Taf. 11, Fig. 29) lenkt er lateralwärts bis zum 7. Längsmuskelband ab und giebt dabei 2 oder 3 ansehnliche Nervenzweige ab, welche an den Boden des Vordernapfes herantreten und dort in ihre Endverzweigungen zerfallen. Ein kleinerer Nervenast, der sich beim 7. Längsmuskelband vom bezeichneten Nerven abtheilt, weist die Besonderheit auf, dass er in der Hinterlippe beide ventralen Hauptlängsmuskelstränge durchkreuzt, ähnlich dem Nervenzweig mit dem grossen Nervenschlauch im hintern Abschnitt des 3. Somitrings. Die Nervenzelle fehlt ihm dennoch ganz, und auch dieser Zweig selbst kann zuweilen fehlen. Beim Eintritt in das 2. Kopfsomit befindet sich der in Rede stehende Nerv

schon ventral nahe der Laterallinie des Körpers. Hier theilt er sich in seine 3 Endzweige.

Der eine von ihnen tritt in den 3. Ring des 2. Kopfsomits ein, wobei er sofort den lateralen Längsmuskelstrang durchkreuzt (Taf. 11, Fig. 29). Dieser letztere ändert schon vor dieser Stelle ein wenig seinen Verlauf, indem er etwas ventralwärts hinabgerückt ist, und zieht weiter unter der Seitenlacune des Cöloms hin. Nach der Durchkreuzung liegt auf dem bezeichneten Nervenzweig eine unipolare Nervenzelle der grossen Schläuche. In diesem Verhalten prägt sich der Charakter der hintern Ringnerven des Somits bei *Protoclepsis* aus, und thatsächlich verläuft der besagte Nerv weiter als ein typischer Ringnerv, der die Längsmuskelstränge durchkreuzt und eine unipolare Nervenzelle der grossen Schläuche median vom innern paramedianen Strange enthält; zuweilen besitzt er noch eben solch eine Zelle median vom intermediären Strange.

Der andere von den 3 Endzweigen gelangt in den 2. Ring des 2. Kopfsomits (Taf. 11, Fig. 30) und innervirt hier als ein ventraler sensitiver Nerv die Sinnesorgane, von denen eine gut entwickelte Sensille auf der Laterallinie des Körpers und eine zweite eben solche ein wenig ventral von ihr liegt, welch letztere vielleicht der Sinnesknospe auf der äussern paramarginalen Linie des gewöhnlichen Somits entspricht. Noch weiter ventral liegen 1 oder 2 Sinnesknospen vom Charakter der becherförmigen Organe. Dorsal von der Laterallinie befindet sich eine Sinnesknospe der äussern paramarginalen Linie. Von diesem Somit an bis zum 1. Kopfsegment gruppiren sich die Drüsenausmündungen ein wenig ventralwärts von der Laterallinie zwischen der höher bezeichneten äussern Paramarginalsensille und den becherförmigen Organen. Die letztern sind nun sehr regelmässig, in jedem Ringe des Kopfes je eine oder 2 mehr oder minder entwickelte, vorhanden.

Der 3. von den 3 bezeichneten Endzweigen (Taf. 11, Fig. 30) dringt schon in den 1. Ring des 2. Kopfsomits ein, hier einen typischen vordern Ringnerven bildend. Er durchkreuzt den lateralen Längsmuskelstrang, trägt darauf eine Zelle der grossen Nervenschläuche mit dem anliegenden kernhaltigen Körperabschnitt der begleitenden Muskelzelle und zieht an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur ganz typisch weiter. Eine unipolare Nervenzelle der grossen Schläuche liegt an ihm median vom innern paramedianen dorsalen Längsmuskelstrang.

So ergiebt sich also, dass der 2. Nerv der Unterschlundganglienmasse alle ventralen, sowohl motorischen als auch sensitiven Nervenbündel des Somits enthält.

Der dorsale Abschnitt des 2. Kopfsomits wird von den Nervenfasern des schon beschriebenen dorsalen Nerven des 3. Kopfsomits versorgt. In das 2. Kopfsomit gewöhnlich unter den Längsmuskeln median vom innern paramedianen Längsmuskelstrang eintretend (Taf. 11, Fig. 29), theilt er sich darauf in seine 2 Hauptzweige, von welchen (Taf. 11, Fig. 30) der eine medianwärts zieht und den Abschnitt des Somits nahe der Medianlinie innervirt, der andere zur Intermediärlinie läuft. Der erste giebt den Haupttheil seiner Fasern zum Auge, welches auf der innern paramedianen Linie des 2. Ringes liegt. Der zweite innervirt die 2 oder 3 Sinnesknospen des 2. Somitrings zwischen der innern paramedianen und der intermediären Linie, sowie eine Sensille, welche derselben im folgenden Somit entspricht. Ihrer Lage und Innervation nach stellt sie vielleicht eine zusammengesetzte Bildung dar; sie ist nämlich gleichsam durch Vereinigung der innern paramarginalen und intermediären Sensillen entstanden, da sie zwischen diesen Linien liegt, besonders stark ausgebildet ist und ausserdem viele Pigmentzellen aufweist.

Das 2. Kopfsomit erscheint als hinterstes Kopfsomit, welches in seinem Neurosomit die Reductionserscheinungen aufweist. Sie sind hier durch die Lage des Somits in dem Vordernapf bedingt und prägen sich hauptsächlich im Fehlen der ventralen Längsmuskelstränge und der entsprechenden Abschnitte der Ringnerven aus, sowie in der Condensation der ventralen Sinnesorgane nach der Laterallinie des Körpers hin. Nichts desto weniger weist das Neurosomit im Grossen und Ganzen gut ausgeprägte typische Beziehung zum 2. Ganglioncomplex der Unterschlundmasse auf, nur ist der Dorsalnerv dieses Somits mit dem schon beschriebenen Dorsalnerven des folgenden Somits vereinigt.

C. Whitman (1892) bildet bei *Gl. hollensis* dieses Somit ziemlich richtig ab, jedoch macht er, wie mir scheint, einige Fehler, indem er statt des einen Sensillen tragenden Ringes 2, nämlich den 7. und 8. Kopfring, annimmt. Nach Lage der Sensillen zu urtheilen, erscheint dieser Ring als ein einfacher mittlerer Ring des Somits, dessen 3. Ring von Whitman in seiner Innervation unrichtig abgebildet ist und dem 9. Whitman'schen Kopfring entspricht. Wenn wir die Whitman'sche Auffassung annehmen wollten, so würde dieser 9. Ring als 4. des

2. oder 3. Kopfsomits erscheinen, was eben nicht möglich ist. Alles wird verständlich, wenn man annimmt, wie das wirklich der Fall ist, dass die Innervation dieses Ringes vom Nerven des 2. Kopfsomits, nicht aber des 3., wie Whitman es will, abstammt.

Unter dem 2. Ganglienzellenpacket der Unterschlundmasse entspringen, ebenso wie beim 3. Packet, 2 Nervenwurzeln (Taf. 9, Fig. 15): eine starke, fast ventrale und eine sehr kleine, ein wenig dorsalwärts von jener. Sie vereinigen sich ebenfalls mit einander nach kurzem selbständigen Verlauf und bilden einen gut entwickelten Nerven, der ausschliesslich das 1. Kopfsomit innervirt. Zur Innervation des letztern dient ausserdem noch ein Nerv, welcher schon vom Schlundconnectiv abgeht, und deswegen wenden wir uns nun zur Oberschlundganglienmasse.

Die Oberschlundganglienmasse von *Protoclepsis tessellata.*

Diese bei den Gnathobdelliden so scharf differenzirte Bildung erscheint bei den Glossosiphoniden in viel engerer Beziehung zu der Unterschlundganglienmasse, so dass W. Castle (1900) behauptete: „in leeches no recognizable separation into supra- and suboesophageal ganglia.“ Thatsächlich sind die Schlundconnective bei *Protoclepsis tessellata* so kurz, dass die hintern Ganglienzellenpackete der Oberschlundmasse unmittelbar an die Seitenpackete der Unterschlundmasse grenzen (Taf. 9, Fig. 15) und die Connective nur an der Vorderseite bloss liegen. Hier sind sie auf einer ansehnlichen Strecke von den Ganglienzellenpacketen unbedeckt und geben den 4 Nerven den Ursprung. Drei von ihnen gehen einer über dem andern ein wenig lateralwärts an der vordern Oberfläche der Connective ab und stellen gut entwickelte Kopfnerven dar; der 4. schwächere aber tritt medianwärts hervor und dient zur Innervation des Rüssels.

Einen mächtigen Faserbogen bildend, gehen die Schlundconnective in einander über. Dieser Faserbogen ist der Faserabschnitt der Oberschlundganglienmasse, welcher gegen die Connective hin nicht abgesetzt ist und, wie die letztern, keine Spuren einer Differenzirung in gesonderte Abschnitte aufweist.

Von zelligen Elementen ist in jedem Schlundconnectiv nur je eine Gliazelle vorhanden, welche gewöhnlich nahe der Unterschlundganglienmasse peripher an der innern Oberfläche des Connectivs liegt. Diese Gliazellen entsprechen den gewöhnlichen, schon beschriebenen Connectivzellen der Unterschlundganglienmasse. Eben solchen Gliazellen begegnen wir auch peripher an der Centralfasermasse der Oberschlund-

ganglienmasse. Es sind deren gewöhnlich jederseits von der Medianlinie 6 vorhanden, von welchen sich je ein Paar auf der vordern und der hintern Oberfläche der Centralfasermasse befindet, sowie eine Zelle auf der innern Oberfläche beim Austritt der Schlundconnective und die letzte nahe der Medianlinie.

Die Ganglienzellenpackete nehmen die hintere und die vordere Oberfläche der centralen Fasermasse ein; seitlich sowie von oben und unten ist die letztere von den Packeten unbedeckt. Hinten liegen je 3 Packete jederseits von der Medianlinie; das eine liegt der Medianlinie dicht an, das zweite grenzt an das vorderste Seitenpacket der Unterschlundganglienmasse, und zwischen diesen befindet sich das 3. Packet. Vorn ordnen sich Ganglienzellenpackete der Oberschlundganglienmasse in der Zahl von 3 ebenso wie auf der hintern Oberfläche an, doch sind sie von den Medianpacketen der Unterschlundmasse durch die Schlundconnective mit ihren Nerven scharf getrennt. Das eine Packet befindet sich nahe der Medianlinie, das andere lateralwärts von ihm und das letzte auf dem Uebergang der Centralfasermasse in die Schlundconnective. Die hintern Packete der Oberschlundmasse sind von den Seitenpacketen der Unterschlundmasse sehr scharf unterscheidbar, da die Ganglienzellenfortsätze der letztern nach hinten und unten verlaufen und deutlich in die Centralfasermasse der Unterschlundganglien eintreten, während die Zellfortsätze der Oberschlundganglienpackete viel höher in die Centralfasermasse eindringen.

So sehen wir bei allen Glossosiphoniden, so weit man aus der Beschreibung von Whitman (1892) und Castle (1900) schliessen kann, eine stark ausgeprägte Uebereinstimmung im Bau der Oberschlundganglienmasse. Von *Gl. hollensis* unterscheidet sich *Pr. tessellata* hauptsächlich darin, dass der 2. und 3. Kopfnerv gesondert vom Schlundconnectiv austreten. Bei der erstern Art sind, wie Castle es auch für *Gl. heteroclita* zeichnet, diese 2 Nerven zu einem Nerven verschmolzen und individualisiren sich erst in ihrem weitern Verlauf; bei *Pr. tessellata* findet solche Verschmelzung nicht statt.

Vergleichen wir nun die Beziehungen der Oberschlundganglienmasse der Glossosiphoniden mit denjenigen der Gnathobdelliden, so können wir eine fast volle Aehnlichkeit dieser Gebilde in beiden Hirudineengruppen constatiren. Der Unterschied liegt nur in der Länge des Nervenfaserbogens der Oberschlundganglienmasse, der entsprechend die Ganglienzellenpackete mehr oder minder einander genähert er-

scheinen. Die Individualisirung der Oberschlundmasse ist dadurch bei den Glossosiphoniden auf den ersten Blick verdunkelt, beim genauern Zusehen jedoch tritt sie ganz klar hervor.

Aus diesem Grunde erblicke ich in der Oberschlundganglienmasse eine Bildung, die bei allen Hirudineen von der Unterschlundmasse morphologisch streng unterschieden werden muss, und es erscheint daher eine Verlagerung von Ganglienzellenpacketen aus der letztern in die Oberschlundmasse im höchsten Grade unwahrscheinlich. Deswegen weicht meine Zählung und Bezeichnung der Ganglienzellenpackete der Schlundganglienmassen von derjenigen Whitman's und Castle's ab.

Die Innervation des 1. Kopfsomits und der vordersten Kopfringe bei *Protoclepsis tessellata.*

Der schon beschriebene 1. Nerv der Unterschlundganglienmasse verläuft zwischen den Längsmuskeln, die das innere Mesenchym des Vordernapfes ausfüllen, nach vorn und lateralwärts (Taf. 11, Fig. 31). In diesem Verlauf liefert er 3 oder 4 bedeutendere Zweige, die sich sehr unregelmässig theilen, mit einander anastomosiren und den ventralen Abschnitt des Mundnapfes innerviren. In das 1. Kopfsomit eintretend, giebt der bezeichnete Nerv 2 Aeste zur Innervation der 2 auf den gewöhnlichen Stellen im 3. Ringe des Somits gelegenen becherförmigen Sinnesorgane ab, worauf er sich in 2 Zweige theilt.

Der stärkere Zweig sendet einen Theil seiner Fasern in den 3. Ring des 1. Kopfsomits, während der grössere Theil in den mittlern Ring desselben eintritt. Das Bündel des 3. Ringes (Taf, 11, Fig. 31) durchkreuzt auf typische Weise den lateralen Längsmuskelstrang, trägt darauf eine unipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche und dringt nach oben von der Laterallinie des Körpers zwischen die Längs- und Diagonalmusculatur ein, worauf er in der für den Ringnerv typischen Weise weiter verläuft. Median von der Durchkreuzung mit dem innern paramedianen dorsalen Längsmuskelstrang bemerkt man auf diesem Nerven noch eine unipolare Nervenzelle der grossen Schläuche. Dieser Nerv stellt folglich seiner Lage und Beziehung nach den hintern Ringnerven des 1. Kopfsomits dar.

Der Zweig des mittlern Ringes (Taf. 11, Fig. 32) innervirt mit seinen Endästen die 2 becherförmigen Sinnesorgane, die typisch gelagert sind, und ausserdem eine gut entwickelte Sensille, welche ein wenig ventral von der Laterallinie des Körpers liegt und wahrscheinlich der paramarginalen Sensille der folgenden Somite entspricht. Von

diesem Nervenast wird auch eine Nervenknospe auf der Laterallinie versorgt.

Das schwächere Bündel, welches aus der Endverzweigung des 1. Nerven der Unterschlundganglienmasse gebildet ist, zieht (Taf. 11, Fig. 32) in den 1. Ring des 1. Kopfsomits. Hier giebt es Anfangs ventral einige Nervenfasern zu den 2 typisch gelegenen becherförmigen Sinnesorganen, darauf biegt es von innen um die Seitenlacune des Cöloms und verläuft weiter auf der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur, den Ringnerven bildend. Doch ist dieser sehr reducirt, indem er den lateralen Längsmuskelstrang gar nicht durchkreuzt und nur eine unipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche besitzt, die median von der Durchkreuzung mit dem innern paramedianen Längsmuskelstrang liegt. Allein in Folge der Lage dieses Nerven kann man ihn als vordern Ringnerven des 1. Kopfsomits bezeichnen.

In Bezug auf den 1. Nerven der Unterschlundganglienmasse sind Whitman's (1892) Angaben ziemlich richtig, obgleich nicht vollständig genug.

Ganz zutreffend ist der Dorsalnerv des 1. Kopfsomits von Whitman abgebildet. Das ist der mittlere von den 3 Nerven, die vom Schlundconnectiv abgehen (Taf. 9, Fig. 15; Taf. 11, Fig. 32). Während der untere und obere von diesen Nerven nach unten und lateralwärts verlaufen (Taf. 11, Fig. 33), erhebt sich der in Rede stehende Nerv nach oben und giebt hier, in das 1. Kopfsomit eintretend, 2 ansehnliche Nervenzweige ab, von welchen der eine zur innern Paramedianlinie, der andere zur Intermediärlinie zieht. Der 1. Zweig dringt darauf in den mittlern Ring dieses Somits ein und dient hauptsächlich zur Innervation des auf dieser Linie gelegenen Auges, d. h. des 2. Auges von *Pr. tessellata*. Von einem seiner Aeste ist auch die Nervenknospe auf der äussern Paramedianlinie desselben Ringes versorgt. Der andere Zweig des Dorsalnerven gelangt bis zur intermediären Linie des mittlern Ringes, durchdringt hier die Längsmuskelschicht und innervirt die Sensille, welche zwischen der paramarginalen und der intermediären Linie liegt und einer eben solchen in jedem der 2 folgenden Somite entspricht. Vom bezeichneten Nervenzweig werden auch die Sinnesknospen versorgt, von denen die eine median, die andere lateralwärts von der Sensille gelegen ist. Diese Sensille halte ich für eine intermediäre oder vielleicht für eine aus der paramarginalen und der intermediären Sensille zusammengesetzte, was durch die Verkleinerung des Ringes, entsprechend seiner Lage näher an das vordere Körperende, bedingt worden sein kann.

So sehen wir, dass das Neurosomit im 1. Kopfsomit vollständig dargestellt ist. Die Reduction prägt sich jedoch in diesem Somit sehr scharf aus. Alle ventralen, sowohl motorischen als auch sensitiven, Nervenbündel sind hier in den einzigen 1. Nerven der Unterschlundganglienmasse zusammengezogen. Die Ringnerven erscheinen in ihren ventralen Abschnitten reducirt, weil die Längsmuskelstränge selbst in diesem Kopfabschnitt ventral unentwickelt bleiben; dem vordern Ringnerven aber fehlt bereits auch die Durchkreuzung mit dem lateralen Strange. Der sensitive Nerv hat, wie in den folgenden Kopfsomiten, jede Selbständigkeit verloren, und die Sinnesorgane des ventralen Abschnitts des Somits sind in der Nähe der Laterallinie concentrirt.

Alles dies ist durch die Lage des Somits in Bezug auf den Mundnapf bedingt. Im Grossen und Ganzen treten die Beziehungen des Nervensystems dieses Somits zum 1. Ganglioncomplex der Unterschlundganglienmasse sehr bestimmt hervor; nur erscheinen die dorsalen sensitiven Nervenbündel hier im Nerven enthalten, welcher schon vom Schlundconnectiv ausgeht.

Wenn wir somit für *Protoclepsis tessellata*, ebenso wie für *Hirudo*, ganz bestimmte Hinweise bezüglich der Somite, welche von der Unterschlundganglienmasse innervirt sind, erhalten konnten, so ist das anders in Bezug auf die 3 vordersten Kopfringe.

Diese werden von den 3 Nerven innervirt, die ihren Ursprung in den Schlundconnectiven nehmen.

Der untere von ihnen versorgt mit seinen Nervenfasern ausschliesslich den 2. und 3. Kopfring (Taf. 11, Fig. 33) oder, wenn diese Ringe verschmolzen sind, den allein vorhandenen und ihnen beiden entsprechenden Kopfring. Dieser Nerv zieht zwischen den Längsmuskeln im innern Mesenchym nach vorn und ein wenig lateralwärts, bis er nahe der Laterallinie des Körpers in seine Ringe eintritt. In diesem Abschnitt seines Verlaufs liefert der bezeichnete Nerv nur unansehnliche, oft mit einander anastomosirende Zweige für den ventralen Abschnitt der Kopfringe. In den 3. Kopfring eindringend, giebt er einige Nervenbündel zu den ventral gelegenen becherförmigen Sinnesorganen und lateralen Sinnesknospen dieses Ringes ab; im 2. Kopfring aber zerfällt er in seine Endäste, die einige ventral gelegene becherförmige Sinnesorgane und eine gut entwickelte laterale Sensille dieses Ringes versorgen.

Der dorsale Abschnitt dieser 2. und 3. Kopfringe ist vom schon beschriebenen mittlern Nerven der Schlundconnective innervirt. Nahe

der innern Paramedianlinie dorsal verlaufend, dringt dieser Nerv aus dem 1. Kopfsomit in den 3. Kopfring ein und theilt sich hier in 2 Endzweige, von welchen der eine zur intermediären Linie abgeht. Von den Faserbündeln dieser Zweige werden 3 oder 4 Sinnesknospen auf den dorsalen Linien des 3. Ringes versorgt; ihr grösserer Theil aber gelangt zur Sensille auf der intermediären Linie des 2. Kopfringes und zum Auge, dem 1. Auge von *Pr. tessellata*, das seiner Lage nach der Sensille auf der innern paramedianen Linie entspricht.

Der vordere Kopfring, richtiger das vordere Körpersegment, wird vom obern Nerven innervirt, der vom Schlundconnectiv entspringt. Dieser Nerv giebt in seinem Verlauf nach vorn, bevor er in den 1. Kopfring gelangt, einige Nervenbündel zum ventralen Abschnitt der Kopfringe. In seinen Ring eintretend, zerfällt er in viele Nervenzweige, welche die Sinnesknospen im hintern Abschnitt des Ringes und die Sensillen im vordern versorgen. Diese Sinnesknospen sowie die Sensillen liegen offenbar auf der innern paramedianen, der intermediären und der lateralen Linie.

Diese Nerven und ihre Beziehungen sowohl zu den Ringen als auch zu den Sinnesorganen sind auch von C. Whitman (1892) für *Gl. hollensis* fast ebenso beschrieben und abgebildet.

Im Kopfabschnitt, welcher von den Nerven, die von den Schlundconnectiven abstammen, innervirt ist, kann man also 2 scharf differenzirte Abschnitte unterscheiden: einerseits den 1. Kopfring und andererseits den 2. und 3. oder einen ihnen beiden entsprechenden Ring. In beiden Abschnitten sind keine Spuren von motorischen Ringnerven vorhanden, jedoch ist eine seriale Anordnung der Sinnesorgane, wie eine solche auch im gewöhnlichen Somit existirt, nicht schwer zu constatiren. In dieser Beziehung sind *Protoclepsis tessellata* und *Hirudo medicinalis* einander ganz ähnlich; wie bei der letztern, so lässt sich auch bei jener in Bezug auf die Somitnatur der 3, resp. 2 Kopfringe nichts Bestimmtes sagen.

Wir können zweifellos den Nerven des 1. Kopfringes von *Pr. tessellata* mit demjenigen von *Hirudo* homologisiren. Unbedingt ist auch der Nerv des 2. und 3. Kopfringes von *Pr. tessellata* dem Nerven des Schlundconnectivs von *Hirudo* homolog. Der mittlere aber vom Schlundconnectiv austretende Nerv von *Pr. tessellata* existirt bei *Hirudo* als eine selbständige Bildung gar nicht. Seine Fasern sind im letztern Falle zum Theil in den Schlundconnectivnerven, zum Theil in den Nerven der Oberschlundganglienmasse vertheilt, und schon bei *Gl.*

hollensis ist dieser Nerv nach C. Whitman (1892) auf einer gewissen Strecke mit dem untern Nerven der Schlundconnective vereinigt.

Diese Homologien bilden einen weitern Hinweis auf die Homologie der Oberschlundganglienmasse in beiden Hauptgruppen der Hirudineen. Die 10 Ganglienzellenpackete der Oberschlundganglienmasse von *Hirudo*, welche, wie es schon gezeigt war, den 6 Packeten von *Herpobdella* entsprechen, sind auch den 6 Packeten der Oberschlundganglienmasse von *Pr. tessellata* homolog.

Die letztere Zahl der Ganglienzellenpackete sowie die Differenzirung der 2 Nerven für die 2, resp. 3 vordern Kopfringe und die Anwesenheit und Anordnung der Sinnesorgane in ihnen legen S. Apáthy (1888) und C. Whitman (1892), mit diesem auch C. Bristol (1898), P. Moore (1900) und W. Castle (1900) ihrer Auffassung der in Rede stehenden Kopfringe als 2 Kopfsomite zu Grunde.

„The morphological equivalence of segment I with the following segments", sagt Whitman (1892), „is evident to a degree that is really astonishing." Thatsächlich ist diese Aehnlichkeit bloss mit dem 2. Kopfring vorhanden, nicht aber mit den folgenden Somiten. Der 2. Kopfring dagegen, obgleich er nach Whitman „beyond all doubt a metamere" ist, giebt uns in dieser letztern Beziehung, wie aus der vorhergehenden detaillirten Untersuchung folgt, keine sichreren Hinweise als der 1. Kopfring. Die Frage nach der Somitnatur der 2, resp. 3 vordern Kopfringe ist, meiner Meinung nach, auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchungen der Hirudineen nicht zu entscheiden; wir müssen abwarten, was uns die embryologischen Beobachtungen an Hirudineen und andererseits die vergleichend-anatomischen Studien an den nächst verwandten Anneliden in dieser Hinsicht bringen werden.

Vor der Hand aber kann man in den 2, resp. 3 vordern Kopfringen mit gleichem Recht entweder 2 modificirte Somite oder auch einen modificirten Kopflappen erblicken, welch letzterer dann, entsprechend einer hoch entwickelten Sinnesfunction, sehr gut ausgebildet erscheint und eine Art Ringelung mit regelmässiger Anordnung der Sinnesorgane aufweist, wie sie im Allgemeinen der ganze Hirudineenkörper darbietet. Dabei würde die Ausbildung der Ganglienzellenpackete in der Oberschlundganglienmasse mit der bei den Hirudineen allgemein verbreiteten Packetierung der Ganglienzellen in Verbindung stehen.

Vergleichen wir nun den Mundnapf von *Hirudo* mit demjenigen von *Protoclepsis*, so constatiren wir bei beiden den gemeinsamen Charakter im Bau, dass an denselben die gleichen Kopfabschnitte theilnehmen. Das sind nämlich das 1. und 2. von der Unterschlundganglienmasse innervirte Kopfsomit, an welche vorn die 2, resp. 3 von der Oberschlundganglienmasse innervirten Kopfringe anstossen. Die Hinterlippe ist in beiden Arten vom 3. Kopfsomit gebildet. Die Angaben anderer Autoren in Betracht ziehend, können wir nun sagen, dass dieser Bautypus des Vordernapfes wahrscheinlich allen Hirudineen eigen ist. Jedoch ist das Aussehen des Mundnapfes in den diversen Gattungen recht verschieden. Die Art der Ausbildung der Mundspalte spielt in dieser Beziehung bei den von uns untersuchten Arten die Hauptrolle, in andern Fällen aber hängt dies vom Grade der Entwicklung des Saugnapfes selbst ab.

Im vordern Körperende von *Hirudo* haben wir eine volle Reihe der Somitreduction gesehen, angefangen von einem typischen 5ringeligen bis zu einem Somit, welches nur von einem einzigen Ringe gebildet ist. Die Reduction prägt sich hier fast ausschliesslich im Verschwinden der äussern Ringelung aus, während die Haupttheile des Nervensystems unreducirt bleiben. In Bezug auf das Neurosomit begegnen wir denselben Beziehungen auch bei *Protoclepsis*. In der letztern aber haben wir ein seltenes Beispiel, dass alle Somite des vordern Körperendes auch in ihrer äussern Ringelung unreducirt sind.

Ganz natürlich erscheint daher die Frage, welcher von diesen beiden Fällen die primitivsten Beziehungen aufweist?

Bei den Lumbriculiden und Haplotaxiden, welche ich als nächste Verwandten der Hirudineen unter den Oligochäten betrachte, finden wir, dass sehr viele von ihnen eine Art Ringelung des Somits aufweisen, wobei diese Ringelung hauptsächlich im vordern Abschnitt des Körpers hervortritt und schon vom 1. auf den Kopflappen folgenden Körpersomit an typisch ausgebildet ist.

Acanthobdella, welche sich von der Hirudineenurform jedenfalls sehr früh abgezweigt hat und noch sehr viele Oligochätencharaktere besitzt, zeigt ein gut ausgebildetes 4ringeliges Somit.

Die Ringelung des Somits, die nach dem Schwinden der Parapodien bei den frei lebenden, beweglichen Würmern als ein Resultat der Längenzunahme der Somite bei ihrer reducirten und beständigen Zahl er-

scheint, ist offenbar ein sehr früher Erwerb der Hirudineen gewesen, welcher schon bei deren oligochätenartigen Ahnen aufgetreten sein muss (siehe auch CASTLE 1900, welcher dieselbe Ansicht vertritt).

Diese Ringelung, welche, wie wir sahen, bei den Oligochäten nur in den vordersten Somiten vorhanden ist, dehnte sich wahrscheinlich, vom vordersten Somit ausgehend, auf den ganzen Körper aus. Die Vordernapfausbildung aber, welche bei *Acanthobdella* noch fehlt, stellt im Vergleich mit der Ringelung der Somite jedenfalls eine secundäre Erscheinung dar. Dagegen schreibt MOORE (1900): „The somites of the middle region probably first increazed in size and multiplied their annuli and in this region the process has advanced the farthest. From this centre the change has extended toward the ends, but with gradually diminishing effect. The terminal somites, already specialized in other directions, might be positively lowered in efficiency by any increase in length." Bei meiner Auffassung können solche Ueberlegungen nur auf die spätern Veränderungen und Complicationen der Ringelung in den schon gut ausgebildeten Hirudineentypen Bezug haben, nicht aber auf die primitive Ausbildung der Ringelung.

Wenn wir nun in Betracht ziehen, dass die Gattung *Protoclepsis* viele ursprüngliche Charaktere besitzt, in Folge deren sie den Hirudineenurformen näher steht als die übrigen Egel, so werden wir bei derselben im Bau des vordern Körperendes auch viel eher einen primitiven Typus, nicht aber ein secundäres Verhalten erwarten können.

Dies zu Grunde legend, fasse ich die Somite des vordern Körperendes der Rhynchobdelliden, welche weniger als 3 Ringe besitzen, als reducirte Somite auf. Ich sage: „weniger als 3 Ringe", und hiermit will ich ausdrücken, dass diese Dreizahl der Ringe im Somit bei den Rhynchobdelliden einen allgemeinen Charakter, d. h. einen phylogenetisch gemeinsamen Zustand für die Rhynchobdelliden überhaupt darstellt. Diese Auffassung spricht sich auch in WHITMAN's Begriff des „type-somite" aus.

Die Formen, welche im Somit mehr als 3 Ringe aufweisen, haben diese Eigenthümlichkeit folglich erworben, nachdem der Mundnapf schon ausgebildet war, und daher konnte sie sich auf die Somite des letztern nicht ausdehnen. In diesem Sinne werden wir auch die Behauptung von MOORE (1900): „The difference (in respect to the number of component rings) between somites of the middle and terminal regions of a leech's body is believed to have arisen phylogenetically

by a process which is more accurately described as one of centrifugal expansion and elaboration rather than 'centripetal abbreviation'" einzuschränken haben.

Hiermit will ich nicht etwa sagen, dass diese mehr als 3ringeligen Somite für eine gegebene Art nicht typisch seien; wenn aber im Kopfe ein 3ringeliges Somit vorhanden ist, so braucht es noch kein reducirtes Somit zu sein, da es als solches von den Vorfahren der gegebenen Art unverändert ererbt worden sein kann.

In Bezug auf *Microbdella* will ich mich vorläufig bis zur Bestätigung und Ergänzung der Angaben Moore's (1900) einer jeden Beurtheilung enthalten.

„It is therefore believed", schreibt Moore (1900, p. 71), „that the smaller number of rings embraced by the somites toward the ends of a leech's body is not due to their having been reduced from the condition of complete somites, but that most of them represent phylogenetic stages of development arrested or still in progress toward the complete type." „It is not meant to be implied that the retrograde process of abbreviation has never occurred in the differentiation of the genera of leeches, as some almost certain cases of this are known, but it is believed that they are infrequent and that the process has not played anything like the important part which has been attributed to it." Diese Behauptung von Moore muss ich in Bezug auf die Rhynchobdelliden aus oben angeführten Gründen bestreiten.

Das 5ringelige Somit der Gnathobdelliden hat sich unbedingt aus dem 3ringeligen entwickelt, indem der vordere, resp. der hintere Ring in 2 Ringe getheilt wurde, wie dies schon von C. Whitman (1892) klar dargelegt ist. Doch scheint dieser Process schon frühzeitig stattgefunden zu haben, da bei allen Gnathobdelliden in dieser Beziehung eine überraschende Aehnlichkeit herrscht. Daher bezeichnete ich die Somite des vordern Körperendes von *Hirudo*, die weniger als 5 Ringe haben, stets als reducirte Somite.

Diese Frage bei den Gnathobdelliden zu entscheiden, bietet jedoch sehr grosse Schwierigkeiten dar. Wie wir oben sahen, ist es sehr wahrscheinlich, dass der 5ringelige Zustand sich auf die Somite des Vordernapfes nicht ausdehnen konnte, und daher darf man das 3ringelige Kopfsomit nicht als ein reducirtes betrachten. Das 1. und 2. Präclitellarsomit aber scheinen mir durch Reduction aus 5ringeligen Somiten zu Stande gekommen zu sein und stellen somit keine unveränderten phylogenetischen Stadien dieses Processes dar.

Castle (1900) schreibt: „For convenience in description, however, the process will be uniformly treated as one of abbreviation.“ Das wäre eine Lösung der Frage nur in praktischer Hinsicht bezüglich der Darstellungsweise. Für eine endgültige Entscheidung aber sind detaillirte, sowohl vergleichend-anatomische als auch embryologische Untersuchungen ganz unerlässlich, deren wir vorläufig noch zu wenig besitzen.

Der Kopfabschnitt des sympathischen Nervensystems der Hirudineen.

Wie es schon oben beschrieben war, theilt sich ein mächtiges Nervenbündel vom Schlundconnectiv bei *Hirudo* dicht vor der Oberschlundganglienmasse ab. Es stellt eine im Vergleich mit den andern Kopfnerven ganz eigenartige Bildung dar.

Gleich nach dem Austritt theilt sich dieser Nerv in 2 Zweige, von denen der eine parallel dem dorsalen, der andere parallel dem ventralen Abschnitt des Nervenschlundringes verläuft (Taf. 9, Fig. 17). An der Vereinigungsstelle befindet sich eine ansehnliche Zahl von Ganglienzellen, welche ihre Fortsätze in den Nerven hinein senden (Taf. 9, Fig. 16). Auf solche Weise bildet sich das „accessorische Kopfganglion“. Der Nerv der Oberschlundganglienmasse durchzieht dieses Ganglion mit seinen beiden Wurzeln, allein er steht in keinem Zusammenhang mit den Elementen desselben. Auch ist das accessorische Kopfganglion ganz unabhängig von der Oberschlundganglienmasse, mit welcher es nur durch seinen Nerv in Verbindung steht. Der Nervenzweig, welcher auf dem Schlunde dorsal verläuft, vereinigt sich auf der Medianlinie des Körpers mit dem entsprechenden Zweige der andern Seite, und auf der Vereinigungsstelle befindet sich eine ansehnliche Zahl Ganglienzellen, welche hier das unpaare Kiefer ganglion bilden. Der ventrale Nervenzweig trägt in der Ebene des paarigen Kiefers, unweit vom Austritt aus dem accessorischen Kopfganglion, eine Ansammlung von Ganglienzellen — das paarige Kiefer ganglion. Auf der Medianlinie des Körpers unter dem Schlunde vereinigen sich die Zweige beider Seiten mit einander, wie es für den Dorsalzweig eben beschrieben war.

So bildet dieses System, bestehend aus den accessorischen Kopfganglien, dem unpaarigen und den beiden paarigen Kiefer ganglien nebst den sie vereinigenden Nervenbündeln, eine Art Nervenring, welcher etwas nach vorn vom Schlundring liegt. Der Unterschied im histologischen Bau zwischen diesen beiden Systemen

erscheint jedoch scharf ausgeprägt. Die Nervenbündel, welche das accessorische Kopfganglion und die Kiefergangliен mit einander vereinigen, stellen ihrem Charakter nach eine Zwischenstufe zwischen gewöhnlichen Nerven und einem Nervenplexus dar, und dies prägt sich sowohl in der schwachen Entwicklung der Scheiden und in dem beständigen Abgang von Nervenbündeln als auch in den Nervenfasern selbst aus, welche den sympathischen Fasern ähnlich sind.

Von den Kiefergangliен und den zwischen ihnen ziehenden Commissuren gehen einige ansehnlichere Nervenbündel ab, von welchen ein Theil zu den Kiefern und ihren Drüsen zieht, der andere auf dem Schlunde nach hinten verläuft und dessen Wände innervirt. Die Kiefergangliен geben aus ihrer Mitte je ein ansehnliches Nervenbündel, welches im entsprechenden Kiefer einige gangliöse Anschwellungen bildet und zwischen den Drüsenausgängen in seine Endäste zerfällt. Die Commissuren liefern eine viel grössere Zahl von ihnen abgehender Nervenbündel. So treten an der Vereinigungsstelle des unpaarigen Kiefergangliens mit der Commissur 1 oder 2 Nervenbündel aus, welche in den obern Kiefer lateral eintreten und zwischen den peripheren Packeten der Drüsen sich zerfasern. Unweit vom accessorischen Kopfganglion giebt dieselbe Commissur ein ansehnliches Nervenbündel ab, welches zwischen den Seitenpacketen der Drüsen in den unpaarigen Kiefer eindringt. Ferner schickt sie zum Schlunde gewöhnlich 3 ansehnlichere Bündel, welche die Ringmuskelschicht desselben durchziehen und unter dieser nach hinten sich wenden. Die Commissur, welche das accessorische Kopfganglion mit dem paarigen Kiefergangliон vereinigt, sendet gewöhnlich 2 Nervenfaserbündel aus, die in den paarigen Kiefer von oben eintreten und die obern Packete seiner Drüsen innerviren. Zur Innervation der hintern Packete der letztern dienen 4 Nervenbündel, welche sich vom entsprechenden Abschnitt der die paarigen Kiefergangliен verbindenden Commissur abtheilen. Diese Commissur giebt ebenfalls einige Nervenbündel zu den Schlundwänden. Alle Nervenfasern, die vom beschriebenen Commissurring in der letztern Richtung ziehen, haben eine sehr scharf ausgeprägte Neigung, mit einander zu anastomosiren und kleine gangliöse Anschwellungen zu bilden. Im weitern Verlauf durchdringen sie alle die Ringmuskelschicht des Schlundes und verlaufen im letztern nach hinten zwischen seinen radialen Muskeln. Hier bilden sie einen wahren Nervenplexus und sind zuweilen auch mit Ganglienzellen versehen, wovon wir in der Arbeit von B. Sukatscheff (1898) gute Abbildungen finden. J. Havet (1900, p. 74) bezweifelt die gangliöse Natur dieser Zellen in den Ab-

bildungen von Sukatscheff und hält sie für Pigmentzellen. Wenn dies auch in Bezug auf die Integumentzelle, die auf fig. 3 Sukatscheff's abgebildet ist, richtig ist, so lässt sich das doch nicht auf alle andern Fälle verallgemeinern, da die ganglöse Natur der erst genannten Zellen, wie man sich bei Anwendung anderer Untersuchungsmethoden überzeugen kann, ausser jedem Zweifel steht.

Der bezeichnete Nervenplexus geht unmittelbar in das sympathische Nervensystem des Darmes über, weshalb man auch den Ring, welcher von den accessorischen Kopfganglien, den Kiefergangliен und den Commissuren gebildet wird, als Kopfabschnitt des sympathischen Nervensystems betrachten muss.

Für das Studium des letztern erweist sich *Hirudo* bei Anwendung der modernen Untersuchungsmethoden als ein sehr günstiges Object in Folge der mächtigen Entwicklung der betreffenden Ganglien und Commissuren. Die Präparation in toto dagegen bietet besondere Schwierigkeiten dar, da die Befreiung dieser Nerven von dem sie umgebenden Mesenchym und Muskeln nur mit Aufwand von grosser Mühe und dann auch nicht immer gelingt. Deswegen erscheinen die Angaben der ältern Autoren unvollständig und häufig unrichtig.

F. Leydig (1864, p. 164) beschreibt den sympathischen Nervenring dorsal von den accessorischen Kopfganglien ganz richtig, seinen ventralen Abschnitt aber hat er gar nicht bemerkt.

E. Hermann (1875) macht in dieser Beziehung mehrere fehlerhafte Angaben. So hält er die accessorischen Kopfganglien für Bestandtheile der Oberschlundgangliенmasse nach Art der gewöhnlichen Ganglienzellenpackete und beschreibt keinen besondern Nerven, welcher zum accessorischen Kopfganglion gehe. Seine Angaben über die paarigen Kiefergangliен sind richtig, er hat jedoch ihre Aehnlichkeit mit dem unpaarigen Kiefergangliон nicht erkannt, indem er dieses Ganglion als „das 2. accessorische Kopfganglion" bezeichnet. Hermann's „3. accessorisches Kopfganglion" ist wahrscheinlich nichts anderes als eine Anhäufung einiger Ganglienzellen, welche sehr oft an der Abgangsstelle der Nerven von den Commissuren vorhanden sind. In Bezug auf die Verbindung der sympathischen Kopfganglien mit einander erscheinen die Angaben von Hermann ebenfalls unrichtig, da bei ihm nur die Verbindung des accessorischen Kopfganglions mit dem paarigen Kiefergangliон ziemlich gut beschrieben ist. Das unpaarige Kiefergangliон aber stellt er irrthümlich als mit dem „2. accessorischen Kopfganglion", d. h. mit dem paarigen Kiefer-

ganglion verbunden dar und hat auch dessen Verbindung mit dem accessorischen Kopfganglion „nie beobachtet". Den diese Verbindung vermittelnden Nerven betrachtet er als einen frei nach vorn ziehenden 3. Kopfnerven und kennt die Commissur zwischen den paarigen Kiefergangliën überhaupt nicht.

Da aus der letzten Zeit keine ausführlichen Untersuchungen des sympathischen Nervensystems von *Hirudo* vorliegen, so begegnen wir bei LEUCKART (1894, p. 584) nur oberflächlichen Andeutungen in Bezug auf die Kopfganglien; ihre Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem stellt er vollständig in Abrede und sagt nur: „in beiden Fällen ist es der Process der Nahrungsaufnahme, dem der Apparat vorsteht." Gewiss ist es richtig, dass die sympathischen Kopfganglien in Folge der ansehnlichen Entwicklung der Kiefer bei *Hirudo* besonders gut differenzirt erscheinen und dass das System dieser Ganglien bei der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle spielt, doch zeigen die Thatsachen, dass auch eine Verbindung des Systems der Kopf- und Kiefergangliën und der sie vereinigenden Commissuren mit dem sympathischen Nervensystem wirklich stattfindet.

Der sympathische Nervenschlundring bei *Haemopis sanguisuga* unterscheidet sich von demjenigen bei *Hirudo* durch seine Grösse, was natürlich eine Folge der bedeutenden Erweiterung des Schlundes ist. In Verbindung hiermit steht sowohl die ansehnliche Verlängerung der gangliösen Massen der Kiefergangliën als auch eine grössere Anzahl von Nervenbündeln, die am Schlunde nach hinten verlaufen.

Vom ventralen Abschnitt des sympathischen Nervenringes, welcher mit den accessorischen Kopfganglien beginnt, gehen jederseits je 4 ansehnliche Nervenbündel ab. Aus der Commissur zwischen dem accessorischen Kopfganglion und paarigen Kiefergangliën austretend, verläuft ein Bündel auf der Laterallinie des Schlundes, während die andern mehr ventral hinziehen. Im dorsalen Abschnitt des sympathischen Nervenringes befindet sich die in die Länge gestreckte Masse des unpaarigen Kiefergangliens, die auf der Medianlinie des Körpers in zwei Hälften getheilt erscheint. Hier entspringt das gewöhnliche Nervenbündel zum unpaarigen Kiefer und ausserdem ein ansehnliches Bündel zum Schlunde, das längs der Medianlinie des letztern verläuft. Auf der Commissur zwischen dem unpaarigen Kiefergangliën und accessorischen Kopfganglion befinden sich noch sehr schwach ausgeprägte gangliöse Anschwellungen, welche zuweilen fast ununterbrochen in das unpaarige Kiefergangliën übergehen, so dass man gleichsam ein ausserordentlich langes unpaariges Kiefergangliën vor sich hat. Abgesehen

vom medianen Nervenzweig sind dorsal jederseits noch je 3 Nervenbündel zum Schlund vorhanden. Auf solche Weise erscheint der Schlund von *Haemopis* sehr reich mit Nervenbündeln versorgt.

Eine sehr gute Abbildung des sympathischen Schlundringes, der demjenigen von *Haemopis sanguisuga* ähnlich ist, hat LEYDIG (1864, fig. 2, tab. 2) für *Haemopis vorax* BRANDT gegeben. In dieser Abbildung sind das accessorische Kopfganglion, das unpaarige und beide paarigen Kiefergangliën dargestellt, wobei sich als Unterschied von *Haemopis sanguisuga* nur eine stärkere Gedrängtheit des unpaarigen Kiefergangliens ergiebt.

Besonders gute und detaillirte Angaben haben wir in Bezug auf den Kopfabschnitt des sympathischen Nervensystems von *Herpobdella*, welchen BRISTOL (1898) bei *Herp. lateralis* studirt hat. Unsere *Herp. octoculata* und *Herp. atomaria* geben dasselbe Bild, und deswegen will ich nur auf einige Thatsachen hinweisen, die Interesse bieten.

So geht bei *Herpobdella* der Nerv zum sympathischen Schlundring vom Schlundconnectiv im ventralen Abschnitt des letztern ab, wie bei den Rhynchobdelliden, nicht aber im dorsalen, wie es oben für *Hirudo* beschrieben war, und beim Austritt dieses Nerven sehen wir auf dem Schlundconnectiv eine bedeutende Anzahl von Ganglienzellen, welche zwar keine selbständige, dem accessorischen Kopfganglion ähnliche Masse bilden, dennoch aber vielleicht diesem Ganglion entsprechen.

Im dorsalen Abschnitt des sympathischen Kopfringes befinden sich 2 über einander liegende und einander berührende gangliöse Anschwellungen, die auf dem aufsteigenden Theile des Ringes liegen. Wahrscheinlich entspricht die eine von diesen Gruppen, nämlich die obere, der einen Hälfte des unpaarigen Kiefergangliens von *Hirudo*, welches bei den Hirudiniden durch Vereinigung von zwei solchen Massen gebildet ist. Die untere gangliöse Gruppe kann man entweder mit der schwach entwickelten intermediären Ganglionanschwellung des dorsalen Abschnitts des sympathischen Ringes von *Haemopis* oder mit dem accessorischen Kopfganglion vergleichen.

Im ventralen Abschnitt des sympathischen Kopfringes liegt eine Ansammlung von Ganglienzellen, die ihrer Lage nach dem paarigen Kiefergangliën der Hirudineen entspricht. Diese Masse bildet BRISTOL für *Herp. lateralis* gar nicht ab. In Folge ihrer relativ schwachen Ausbildung war die Commissur zwischen diesen gangliösen Anschwellungen BRISTOL fast ganz unerkannt geblieben. Er schreibt (1898, p. 59) nämlich: „the ventral branches retain their individuality for some distance as they approach the midventral line, but they

soon become lost in a system of closed meshes." Bei unsern Herpobdellen dagegen erscheint diese Commissur recht gut ausgebildet.

So sehen wir also, dass alle untersuchten Gnathobdelliden im Kopfende einen sympathischen Nervenschlundring besitzen, der mit einigen gangliösen Massen versehen ist. Die letztern bilden sich offenbar im Zusammenhang mit der Entwicklung des Schlundapparats und der Kiefer aus.

Protoclepsis tessellata sowie auch die übrigen Rhynchobdelliden weisen in Bezug auf den Kopfabschnitt des sympathischen Nervensystems von den beschriebenen sehr abweichende Verhältnisse auf. Von der Innenseite des Schlundconnectivs entspringt bei *Pr. tessellata* u. a. je ein verhältnissmässig unansehnlicher Nerv, wie es schon oben beschrieben war. Diese Nerven wenden sich darauf nach hinten und verlaufen unter der Rüsselscheide neben einander fast median. So gelangen sie zur Uebergangsstelle der Rüsselscheide in die Rüsselhaut, weichen dann aus einander, biegen von beiden Seiten um den Rüssel und dringen an seiner Laterallinie zwischen die Muskelbündel desselben ein. Hier verlieren sie ihre Individualität, indem in den Rüsselwänden aus ihnen der Nervenplexus mit seinen gangliösen Anschwellungen entsteht.

Bei *Protoclepsis tessellata* sehen wir folglich dieselben zwei von den Schlundconnectiven ausgehenden sympathischen Nerven wie bei den Gnathobdelliden. Aber in Folge der Ausbildung der Rüsselscheidenfalte verlaufen diese Nerven ziemlich weit nach hinten, bevor sie in den Nervenplexus mit seinen gangliösen Anschwellungen übergehen. Diese Falte der Rüsselscheide fehlt den Gnathobdelliden, und deswegen bilden hier die 2 sympathischen Nerven fast gleich nach ihrem Ursprung den Nervenplexus mit den gangliösen Anschwellungen in den Wänden des Oesophagus.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 9—11.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

adlms äusserer dorsaler Längsmuskelstrang
akg accessorisches Kopfganglion
asn Abgangsstelle des Nerven zum accessorischen Kopfganglion
avlms äusserer ventraler Längsmuskelstrang
Au Auge
bnz bipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche
bo becherförmige Sinnesorgane
cn Connectiv
coel Cölomsinus
cz Connectivzelle
dm diagonale Muskeln
dn { *adn* Dorsalnerv des 3. u. 2. Kopf- / *bdn* somits und seine Zweige
ds Durchkreuzung der Längsmuskelstränge mit dem Ringnerven
dsa Nervenäste des sympathischen Nervenschlundringes zu den Drüsenpacketen.
dvm dorso-ventrale Muskeln
idlms innerer dorsaler Längsmuskelstrang
ivlms innerer ventraler Längsmuskelstrang
ks (*1ks*, *2ks*, *3ks*, *4ks*) das 1., 2., 3., 4. Kopfsomit
llms lateraler Längsmuskelstrang
lm Längsmuskeln
mp mediane Ganglienzellenpackete
mscnv mittlerer Schlundconnectivnerv und *amscnv* sein Zweig
mz mediane Gliazelle
nb Nervenbündel
nrng Ringnerv
n1ks Nerv des 1. Kopfsomits und *an1ks*, *bn1ks* seine Zweige
n2ks Nerv des 2. Kopfsomits und *an2ks*, *bn2ks* seine Zweige
on Nerv der Oberschlundganglienmasse und *aon* sein Zweig
op Ganglienzellenpackete der Oberschlundganglienmasse
oscnv oberer Schlundconnectivnerv
pkg paariges Kiefergangliom
ps (*1ps*, *2ps*) das 1. und 2. Präclitellarsomit
pz Gliazelle des Ganglienzellenpackets
qb (*1qb*, *2qb*, *3qb*, *4qb*) Querbündel der Nervenfasern der Unterschlundganglienmasse
rm Ringmuskeln
rmz Zellkörper der den vordern Ringnerven begleitenden Muskelzelle

scn Schlundconnectiv
scnv Schlundconnectivnerv und *ascnv* sein Zweig
sk Commissuren des sympathischen Nervenschlundringes
skns Sinnesknospe
sn Nerv zum accessorischen Kopfganglion
sns Sensille
sp (*1sp*, *2sp*, *3sp*, *4sp*) seitliche Ganglienzellenpackete (des 1., 2., 3., 4. Ganglioncomplexes der Unterschlundganglienmasse)
ssa Nervenäste des sympathischen Nervenschlundringes zum Schlund
ukg unpaariges Kiefergangliom
un (*1un*, *2un*, *3un*, *4un*, *5un*) der 1., 2., 3., 4., 5. Nerv der Unterschlundganglienmasse und *a1un*, *b1un*, *a2un*, *a3un*, *b3un*, *c3un* ihre Zweige
unz unipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche
uscnv unterer Schlundconnectivnerv
vlms ventraler Längsmuskelstrang
von Wurzeln des Nerven der Oberschlundganglienmasse
vqb vorderes Querbündel der Unterschlundganglienmasse
vun Wurzeln des 1. Nerven der Unterschlundganglienmasse.

Tafel 9.

Fig. 1—12. *Hirudo medicinalis.*

Fig. 1. Die Ober- und Unterschlundganglienmasse mit dem dorsalen Abschnitt des sympathischen Nervenschlundringes und das 1. gewöhnliche Ganglion der Bauchkette, von oben gesehen (corrigirtes Leydig'sches Schema).

Fig. 2. Frontalschnitt durch den hintersten Abschnitt der Unterschlundganglienmasse. Der Schnitt ist etwas schräg geführt. 150 : 1.

Fig. 3. Frontalschnitt durch die Unterschlundganglienmasse. Er demonstrirt die Lage der ventralen Ganglienzellenpackete. 50 : 1.

Fig. 4. Paramedianer Sagittalschnitt durch die Unterschlundganglienmasse. 100 : 1.

Fig. 5. Schema der Unterschlundganglienmasse, von der Seite gesehen.

Fig. 6. Frontalschnitt durch den hintersten Abschnitt der Unterschlundganglienmasse. Der Schnitt ist etwas schräg geführt. 150 : 1.

Fig. 7. Schema der Oberschlundganglienmasse, links von unten, rechts von oben gesehen.

Fig. 8. Das vordere Körperende, von unten gesehen.

Fig. 9. Querschnitt durch den ventralen Abschnitt des 3. Kopfringes. 150 : 1.

Fig. 10. Querschnitt durch den dorsalen Abschnitt des 3. Kopfringes. 150 : 1.

Fig. 11. Schema der Muskelschichten im vordern Körperende.

Fig. 12. Eine bipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche, die auf dem Ringnerven des 4. Kopfringes median vom innern dorsalen Längsmuskelstrang liegt. 450 : 1.

Fig. 13—15. *Protoclepsis tessellata.*

Fig. 13. Schema der ventralen Ganglienzellenpackete der Unterschlundganglienmasse, von unten gesehen.

Fig. 14. Halbschematischer medianer Sagittalschnitt durch die Unterschlundganglienmasse.

Fig. 15. Schema der Ober- und Unterschlundganglienmasse, von der Seite gesehen.

Fig. 16 und 17. *Hirudo medicinalis.*

Fig. 16. Querschnitt durch das accessorische Kopfganglion. 150 : 1.

Fig. 17. Schema des sympathischen Nervenschlundringes.

Tafel 10.

Hirudo medicinalis.

Fig. 18. Schema der Innervation und der Längsmuskelstränge des vordern Körperendes.

Fig. 19. Schema der Innervation der 2 vordern Ringe des 4. Kopfsomits.

Fig. 20. Schema der Innervation des hintern Ringes des 3. Kopfsomits.

Fig. 21. Schema der Innervation des vordern Ringes des 3. Kopfsomits.

Fig. 22. Schema der Innervation des 5. Kopfringes.

Fig. 23. Schema der Innervation des 4. Kopfringes.

Fig. 24. Schema der Innervation des hintern Abschnitts des 3. Kopfringes.

Fig. 25. Schema der Innervation des vordern Abschnitts des 3. Kopfringes.

Fig. 26. Schema der Innervation der beiden vordern Kopfringe.

Tafel 11.

Protoclepsis tessellata.

Fig. 27. Schema der Innervation des 3. Ringes des 3. Kopfsomits.

Fig. 28. Schema der Innervation des mittlern Ringes des 3. Kopfsomits.

Fig. 29. Schema der Innervation des 3. Ringes des 2. Kopfsomits.

Fig. 30. Schema der Innervation der beiden vordern Ringe des 2. Kopfsomits.

Fig. 31. Schema der Innervation des 3. Ringes des 1. Kopfsomits.

Fig. 32. Schema der Innervation der beiden vordern Ringe des 1. Kopfsomits.

Fig. 33. Schema der Innervation des 2. und 3. Kopfringes.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2606

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Contribution à l'étude des Entéropneustes.

Protobalanus (n. g.) koehleri Caull. et Mesn.

par

Maurice Caullery,
Maître de Conférences à l'Université de Paris.

et

Félix Mesnil,
Chef de Laboratoire à l'Institut Pasteur de Paris.

Avec les planches 12 et 13.

L'Entéropneuste qui fait l'objet du présent mémoire a déjà été décrit par nous (1900), sous le nom de *Balanocephalus koehleri*, d'une façon sommaire et sans figures. Parmi les particularités anatomiques de cette espèce, nous indiquions l'absence complète d'espaces périhémaux. Dans son travail sur la nomenclature des genres d'Entéropneustes, SPENGEL (1901, p. 213), insiste sur l'importance de ce fait, qui sépare *B. koehleri* de toutes les autres espèces actuellement connues et il en souhaite une confirmation figurée. Nous communiquâmes à notre collègue de Giessen des préparations, sur lesquelles il se convainquit sans peine de la réalité de la disposition en question. Nous adoptons volontiers sa proposition de créer, en conséquence, pour *B. koehleri* un genre nouveau et, pour ce genre, le nom de *Protobalanus*, qu'il nous suggère dans une lettre, en raison des caractères primitifs qu'offre l'organisation de l'animal. Nous discuterons ses affinités après avoir étudié ses divers organes.

Dans nos descriptions et nos figures, nous nous sommes conformés autant que possible, à la nomenclature, aux conventions de couleurs et aux notations employées par SPENGEL, dans sa monographie des Entéropneustes et dans ses mémoires subséquents, en vue de faciliter la lecture aux zoologistes. En particulier, pour ce qui regarde la désignation des espèces, nous adoptons les noms qu'il a proposés dans son travail de 1901.

I. Remarques préliminaires sur les Entéropneustes observés sur les côtes françaises.

Il n'a été signalé avant nous, sur les côtes de France, que trois espèces d'Entéropneustes.

La première est *Glandiceps talaboti* trouvée (1876), puis étudiée (1886) par MARION et provenant des fonds au large de Marseille.

Les deux autres ont été trouvées d'abord aux îles Glénans (île du Loch et île St. Nicolas), près Concarneau, en Bretagne, par GIARD (1882), dans le sable découvrant aux grandes marées. L'une de ces espèces, appelée d'abord *B. robinii*, par GIARD, a été reconnue ensuite par SPENGEL et par lui-même comme une variété de *Balanoglossus clavigerus* DELLE CHIAJE.

L'autre espèce, nommée par GIARD *B. salmoneus*, mais non décrite, a été ultérieurement trouvée à l'île de Herm (une des îles anglo-normandes) par KOEHLER et étudiée par lui, en détail (1886), sous le nom de *B. sarniensis* (actuellement *Glossobalanus sarniensis* [KOEHLER]). Cette espèce paraît exister sur toute la côte bretonne. D'après des renseignements que nous fournit M. le prof. YVES DELAGE, on la connaît à Roscoff (la détermination spécifique n'a pourtant pas été faite, nous écrit-il, d'une façon rigoureuse), puis dans l'anse de Morgat (baie de Douarnenez) et sur la grève de Très-hir (rive nord du goulet de Brest).

Protobalanus koehleri, trouvé par nous, en 1898, dans l'anse St. Martin, près le cap de la Hague (Manche), est donc la quatrième espèce rencontrée sur les côtes de France.

De plus Mr. DE SAINT-JOSEPH nous a communiqué cette année des exemplaires d'un Entéropneuste, trouvé par lui à St. Jean de Luz (Basses-Pyrénées), à marée basse, dans un sable grossier entremêlé de pierres; il y est assez commun et les exemplaires recueillis atteignent jusqu'à 17 cm de longueur, sur 3—4 mm de largeur. Nous avons étudié l'un de ces individus sur des coupes sériées et l'ensemble des renseignements ainsi obtenus, joint à l'examen in toto, nous a montré une concordance générale avec *Glossobalanus minutus* (KOVAL.), qui jusqu'ici n'a pas été signalé sur nos côtes océaniques. Malheureusement les exemplaires que nous avons eus entre les mains laissaient beaucoup à désirer, au point de vue de la conservation des tissus, et plusieurs organes ne pouvaient être que très incomplètement étudiés. Nous mentionnerons toutefois l'absence des masses pluricellulaires, que KOVALEVSKY et SPENGEL ont rencontrées, d'une façon constante, à

Naples, dans la cavité générale de *Gl. minutus* (v. SPENGEL, Monogr., p. 661 et tab. 3, fig. 50) et que nous inclinons avec SPENGEL à considérer comme des parasites [1]).

Enfin, en 1897, à Tamaris, dans la rade de Toulon, nous avons trouvé, au milieu de rhizomes de Posidonia, provenant d'une faible profondeur (2—5 m), un fragment antérieur d'Entéropneuste, long de 1 cm environ, comprenant le gland, le collier et le début de la région branchiale; il était de couleur jaune rougeâtre. Le fragment a malheureusement été fixé dans un état de forte contraction, ce qui a rendu l'étude des coupes très difficile. Nous n'avons constaté dans ces coupes aucune différence appréciable avec *Gl. minutus* sauf, ici encore, l'absence des productions parasitaires de l'espèce napolitaine. Des recherches minutieuses faites à Pâques 1903, à Tamaris, dans les rhizomes de Posidonia et la vase qui y adhère (mattes des pêcheurs) ne nous ont pas permis d'en retrouver un seul exemplaire. L'animal est donc vraisemblablement assez rare. Nous en signalons cependant la présence, pour des observateurs ultérieurs qui pourraient être plus heureux, et nous le considérons, provisoirement au moins, comme étant *Gl. minutus*. L'habitat de cette espèce à Naples coïncide d'ailleurs avec notre observation de Tamaris.

Sur les autres côtes de l'Europe, deux espèces seulement ont été signalées en dehors des précédentes: *Harrimania kupfferi* (v. WILL.-SUHM) dans le Sund et *Dolichoglossus mereschkovskii* (N. WAGN.), dans la Mer Blanche.

II. Observations, in vivo, sur *Protobalanus koehleri*.

Nous n'avons trouvé jusqu'ici *Protobalanus koehleri*, qu'en un point très limité de l'anse St. Martin, le hâvre de Plainvy, dans une zone qui découvre tous les jours, même aux marées très faibles. Les rochers couverts d'algues laissent entre eux des sortes de couloirs par où l'eau s'écoule à la mer et que l'on appelle dans le pays des ruets. Le fond en est occupé par un peu de sable très grossier, tout mélangé de débris, à peine arrondis, de roches granitoïdes et renfermant de nombreux détritus végétaux. Dans ce sable, vivent aussi des Polychètes, tels que de nombreux *Scoloplos mülleri*, des *Arenicola marina* et *A. branchialis*, des *Nereis cultrifera*, des Oligochètes, un grand nombre de Némertiens (en particulier *Lineus gesserensis*), etc.

1) Nous avons dit (1900) que nous les rattachions à l'ordre créé par nous dans les Sporozoaires, sous le nom d'Haplosporidies et sur lequel nous nous proposons de publier prochainement une étude.

Protobalanus est très rare dans cette zone. Malgré des recherches persévérantes, effectuées tous les étés depuis 1898, nous n'en avons recueilli jusqu'ici que 11 individus (entiers ou en fragments): le 1er en septembre 1898, sept autres en août et septembre 1899, et trois en août 1902. Cela nous fait supposer que là n'est pas l'habitat normal de l'espèce et que les individus qu'on y rencontre, y sont plus ou moins égarés: mais nous avons vainement cherché une autre station dans le voisinage, soit au même niveau, soit dans une zone ne découvrant qu'aux syzygies. Comme plusieurs individus (surtout au début) ont été mal utilisés, on s'expliquera qu'il reste encore des lacunes dans l'étude qui va suivre. Nous croyons cependant ne pas devoir en différer davantage la publication.

Presque tous les exemplaires observés renfermaient des produits génitaux, soit des testicules assez volumineux, soit des ovules dont le diamètre dépassait 400 μ de diamètre (cf. Fig. 34): on peut admettre que ces individus n'étaient pas éloignés de la maturité sexuelle et de l'état adulte, s'ils n'y étaient pas déjà arrivés. A l'état d'extension, les plus beaux mesuraient 5 à 6 cm de long sur 0,125 cm à 0,150 cm de large (cette largeur est mesurée à hauteur du collier ou de la région branchiale ou génitale; dans le dernier tiers du corps, elle décroit graduellement jusqu'à environ 0,07 cm). Les glandes génitales n'étaient bien développées que sur les individus ayant plus de 4 cm.

Le gland, sur l'animal vivant, varie beaucoup de forme; il peut se contracter, jusqu'à n'avoir que la longueur du collier, tandis qu'à l'état d'extension (Fig. 1), il mesure le double. Sur un individu de 5—6 cm, il mesure ainsi 0,3 cm de long sur 0,125 cm de large et le collier ne dépasse pas 0,150 cm de longueur. Le gland est rattaché au collier par un pédicule très étroit; il se creuse fréquemment à la face ventrale, en forme de spatule. Le collier est très glandulaire et rejette beaucoup de mucus, surtout vers son bord postérieur.

La teinte générale est blanc jaunâtre. Le gland, le collier et la région branchiale varient chez les adultes entre le blanc jaunâtre, le jaune clair et le jaune miel. La région génitale et le début de la région hépatique sont jaune miel (cette teinte est surtout cette du tube digestif, vu par transparence); puis vient une courte région brun noirâtre (probablement à cause du contenu intestinal) et enfin le reste du corps est à peu près incolore ou légèrement grisâtre. A partir de la région génitale, on distingue, à un faible grossissement, de petits tubercules disposés plus ou moins régulièrement en rangées longitudinales (v. Fig. 40 qui les représente dans la région anale); un examen attentif à l'œil nu, les décèle d'ailleurs comme un piqueté blanc.

Les pores branchiaux apparaissent en deux rangées. Il n'y a pas de replis latéraux du corps ni de culs de sac hépatiques.

Les organes génitaux tranchent nettement sur la teinte générale jaune miel, par leur opacité et leur couleur blanc de lait chez les mâles, blanc rosé chez les femelles. Ils n'occupent d'ailleurs qu'une partie assez faible de la surface de la région génitale. Leur position est latéro-dorsale et ils forment deux trainées souvent discontinues. Les ovules ne se développent qu'en petit nombre à la fois. Sur un individu où certains d'entre eux avaient 400 μ de diamètre, nous n'en avons compté qu'une douzaine de chaque côté, 7 ou 8 formant une première masse assez compacte, puis, en arrière, 5 autres, isolés les uns des autres.

L'animal est d'une certaine fragilité, mais qui n'approche pas cependant de celle des grandes espèces d'Entéropneustes, telles que certains *Ptychoderidae*. Dès qu'on l'aperçoit, au milieu du sable, il faut recueillir avec soin le petit paquet de matériaux où il se trouve, et l'introduire avec précaution dans un vase rempli d'eau, où il s'isole de lui-même; malgré cela, nous n'avons eu que deux ou trois individus entiers.

En captivité, l'animal montre peu de vivacité. Il ne présente guère d'autre mouvement d'ensemble que de s'enrouler sur lui-même en hélice. Seul le gland offre des contractions suivies d'extensions assez nettes. Il se détériore assez rapidement. Les produits génitaux font hernie, s'échappent au dehors et se délitent très vite, au contact de l'eau de mer. Le tube digestif, dans la région hépatique, ne tarde pas à subir des déchirures. Il est donc bon de fixer les matériaux sans tarder. L'inconvénient est que le tube digestif renferme encore des grains de sable, qui rendent à peu près impossible la confection de bonnes coupes au microtome dans certaines portions. Ainsi s'explique que nous n'avons obtenu aucune série satisfaisante de la région hépatique et des portions limitrophes.

Il est important aussi d'anesthésier les individus avant de les fixer, afin de les obtenir en état d'extension. Le chloral nous a donné de bons résultats. La fixation a été faite au sublimé acétique (solution saturée d'$HgCl^2$ dans l'eau de mer $+$ 1 % d'acide acétique glacial) et les colorations à l'hémalun-éosine.

III. Etude anatomo-histologique.

1. Le gland.

Le gland, à l'état d'extension, a une longueur un peu supérieure au double de sa largeur et est légèrement aplati dorso-ventralement;

la face ventrale se creuse souvent en spatule. L'ectoderme est un épithélium cylindrique très élevé, où les noyaux apparaissent à diverses hauteurs, et qui renferme de nombreuses cellules glandulaires. A la face interne, règne partout une couche fibrillaire nerveuse continue, plus épaisse à la base du gland. Sous cette couche, on constate une membrane limitante très nette, isolant l'ectoderme des masses musculaires sous-jacentes. Entre elle et la couche nerveuse, on aperçoit, par places, sur les coupes transversales, de petites masses de sang coagulé, colorable par l'éosine. Il y a donc ici, comme on l'a vu chez beaucoup d'autres espèces, un réseau de lacunes sanguines sous-épidermiques. Dans les matériaux fixés, la membrane limitante est fréquemment détachée de l'ectoderme, probablement sous l'action d'une forte contraction des muscles, lors de la fixation.

Muscles. — La musculature du gland, sur laquelle nous n'avons pas fait d'observations histologiques particulières, se compose: 1° d'une couche annulaire très faiblement développée et que l'on observe par suite plus facilement sur les coupes longitudinales; son épaisseur est inférieure à celle de la couche nerveuse; elle est directement appliquée contre la limitante; 2° de fibres longitudinales, constituant une masse importante, et de directions entrecroisées d'une façon compliquée; les coupes transversales laissent discerner une tendance à un arrangement radiaire de ces fibres.

Cavité intérieure. — Les muscles laissent libre, dans l'axe du gland, une cavité cœlomique, dont l'étendue sur les coupes dépend beaucoup des circonstances de la fixation et du décollement plus ou moins grand de la limitante. Quoiqu'il en soit, cette cavité existe et n'est pas, comme chez certains Entéropneustes, tels que *Harrimania kupfferi*, obstruée par du tissu mésenchymateux; elle est au contraire tout à fait libre.

Splanchnothèque. — Comme chez les autres Entéropneustes, les organes de la base du gland et le fond du cœlome sont revêtus par un épithélium continu, la splanchnothèque, *epv*. Dans le plan sagittal, du côté ventral, la splanchnothèque relie le diverticule pharyngien à la paroi par un septum, le septum ventral *sv*, formé de deux lames épithéliales séparées par une limitante. Du côté dorsal, le plan sagittal offre une disposition analogue; il y a un septum dorsal, reliant la partie supérieure du cœur à la paroi, mais beaucoup moins étendu que le septum ventral. La splanchnothèque tapisse la base du gland, puis se réfléchit contre les parois latérales et s'y perd très rapidement dans les masses musculaires. Les coupes montrent bien,

dans la disposition des noyaux, le passage rapide de l'épithélium de la splanchnothèque au tissu musculaire ; celui-ci n'est d'ailleurs qu'une différenciation de la paroi cœlomique.

Pore du gland. — La splanchnothèque forme à la base du gland deux poches latérales séparées par les organes qui seront décrits plus bas. La poche droite est close chez *Protobalanus* comme chez la plupart des autres Entéropneustes, tandis que la poche gauche se continue en un canal (*pc* Fig. 5), s'ouvrant au dehors par un pore (*p* Fig. 6). Sur aucun des cinq individus étudiés, nous n'avons trouvé de pore droit, tandis qu'il en existe un régulièrement chez *Harrimania kupfferi*, qui, par beaucoup de particularités se rapproche de *P. koehleri*.

Arrivons maintenant à la description du groupe d'organes situés à la base du gland: le diverticule pharyngien (Eicheldarm), la pièce squelettique (Eichelskelet), la vésicule cardiaque et le glomérule. D'une manière générale, ces organes ont ici les rapports habituels, ainsi qu'en témoignent les coupes transversales Fig. 3—9, menées à diverses hauteurs. La coupe Fig. 3 passe par la partie supérieure et rencontre le diverticule *div*, le cœur *h* et le glomérule *gl*. La Fig. 4 correspond à un niveau un peu inférieur et montre le fond de la vésicule cardiaque *h*. Les Fig. 5—6 représentent la coupe du pédicule du gland (limitée au groupe d'organes qui nous intéresse et à la zone nerveuse de l'ectoderme [très épaisse comme on voit]). On y aperçoit: ventralement la pièce squelettique *sk*; en arrière le diverticule paryngien *div*; en arrière et latéralement, deux prolongements *cöa* (en partie pleins) du cœlome du collier, montant vers le gland et se terminant en cul de sac contre le fond du cœlome du gland ; des vaisseaux *rev* et *vd*, sur lesquels nous reviendrons, et le pore du gland *p* ou le canal qui y conduit, *pc*.

Diverticule pharyngien (*div*). — Cet organe chez *P. koehleri* se présente avec des caractères très nets de simplicité. Nous y distinguerons: sa partie initiale s'ouvrant dans le pharynx, le col situé dans le pédicule du gland et l'extrémité supérieure renflée.

L'orifice du diverticule dans le pharynx n'est pas, à proprement parler, unique. La région médiane dorsale du pharynx, entre les deux branches de la pièce squelettique forme un bourrelet limité par deux fentes latérales, et c'est la réunion de celles-ci qui constitue la cavité de diverticule (v. Fig. 10).

Le col s'étend sur toute la longueur du pédicule du gland. Dans cette partie le diverticule se présente comme un canal étroit, aplati dorso-ventralement, légèrement concave à sa face ventrale, à paroi

formée par un épithélium cylindrique, net, peu élevé, avec une lumière unique; il est empâté ventralement dans la pièce squelettique et dorsalement par une limitante épaisse (v. Fig. 5).

Au-dessus de l'extrémité supérieure de la pièce squelettique, le diverticule se dilate en une partie renflée, mais de structure très simple, si on la compare à ce qui existe dans les autres espèces. La lumière du canal se transforme en une fente sagittale (Fig. 4) mais il ne se différencie pas de poche ventrale. Un peu plus haut la lumière redevient étroite et circulaire et l'organe se termine vers le milieu de la vésicule cardiaque, sans se prolonger en un appendice vermiforme (Wurmfortsatz).

Au point de vue histologique, dans toute son étendue, le diverticule conserve nettement un caractère épithélial; c'est un épithélium peu élevé dans le col (v. Fig. 6, 7, 9), plus haut et présentant l'aspect de l'épithélium pharyngien dans les parties initiale et terminale; chez *Protobalanus*, plus encore peut-être que chez les autres Entéropneustes, rien ne rappelle la structure de la corde dorsale des Vertébrés. Spengel a d'ailleurs discuté en détail cette question dans sa monographie et nous nous rallions entièrement, pour *Protobalanus*, à ses conclusions, tant au point de vue histologique qu'au point de vue morphologique. Peut-être y aurait-il lieu d'étudier la physiologie de cet organe, ce qui ne paraît pas impossible sur les grandes espèces. Il est dès à présent hors de doute que le diverticule sécrète la pièce squelettique. Mais ce ne doit pas être sa seule fonction, et la partie supérieure de l'organe, la plus volumineuse, n'y prend pas part. Nous suggérerions volontiers l'hypothèse que, l'eau de mer ayant accès par le col jusque dans la cavité de la partie supérieure, le diverticule pourrait jouer un rôle dans la régulation de la pression de l'eau dans le gland; il serait sans doute téméraire d'y voir une fonction otocystique, car l'organe n'a nulle part de connexions très étroites avec la couche nerveuse; mais il y a lieu de remarquer que la lacune centrale du gland (*b* Fig. 3) est précisément interposée entre la vésicule cardiaque *h* et le diverticule *div.* L'état de réplétion de celui-ci peut donc être un régulateur important de la pression dans cette lacune et par suite du fonctionnement de la circulation.

Pièce squelettique. Son étude se rattache à celle du diverticule, puisque celui-ci la sécrète. Nous partageons entièrement les vues de Spengel sur les productions squelettiques des Entéropneustes en général et sur leurs rapports avec les limitantes. On étudiera facilement le tissu squelettique sur des préparations colorés à l'hémalun

jusqu'à surcoloration, puis différenciées par l'alcool chlorhydrique. Dans ces conditions, en effet, les diverses parties du squelette conservent un couleur violette intense. Les limitantes, elles aussi, sont très colorées et on voit partout le tissu squelettique en continuité avec elles. Il est de même nature qu'elles; il en est une exagération locale. Le passage du squelette à la limitante se voit nettement, par exemple, sur la Fig. 13, qui montre une coupe transversale, à hauteur des branches latérales de la pièce squelettique. On voit d'abord que l'épithélium du pharynx s'infléchit autour de celles-ci et les moule, en quelque sorte; de plus, sur sa face extérieure, le tissu squelettique s'amincit en une lame qui va rejoindre la limitante recouvrant tout le pharynx.

Arrivons à la forme même de la pièce squelettique chez *Protobalanus koehleri*. Nous l'avons reconstituée (Fig. 17) d'après une série de coupes transversales ne présentant aucune lacune. A l'extrémité inférieure, les deux branches se perdaient dans la limitante générale du pharynx, sans qu'on put déterminer un point limite net. La pièce squelettique se retrouvait sur 72 coupes de 0,01 mm d'épaisseur; elle avait donc une longueur totale de 0,72 mm, dont 0,325 mm pour la portion médiane ou corps et le reste pour les branches latérales ou crura. D'une manière générale, elle se rattache bien à la forme que l'on trouve chez les *Harrimaniidae* et qui est caractérisée par la longueur des crura. Mais elle se distingue par leur écartement relativement faible et la non-divergence de leurs portions terminales; de plus le corps est relativement très allongé; il ne présente pas de carène ventrale appréciable. On jugera de la forme de la pièce par les coupes transversales, Fig. 5—10, qui sont les 3e, 9e, 12e, 14e, 20e et 27e, de la série. L'extrémité supérieure du corps est sensiblement plane, à peine concave, et ne forme pas en tout cas un entonnoir, ce qui est corrélatif de l'absence de poche ventrale au diverticule pharyngien; la partie supérieure est simplement un peu plus large. Dans la portion correspondant aux coupes 7—13, le corps se prolonge en deux sortes d'ailes latérales, qui vont se confondre avec la limitante séparant l'ectoderme (couche nerveuse) des prolongements cœlomiques du collier *cöa*; à cette hauteur, il est comprimé latéralement. Plus bas, il s'aplatit de nouveau dorso-ventralement (coupes 20 et 27) et sa face ventrale tend à être plane. Sur les coupes on distingue nettement les couches concentriques qui constituent la pièce. Vers le haut, il n'y a qu'un seul système de ces couches (coupe 12, Fig. 7); plus bas (coupes 20—27, Fig. 9—10), on en distingue net-

tement deux symétriques, montrant qu'à ce niveau, le corps résulte de la fusion, à un stade précoce, des parties supérieures des crura. Ce double système de couches concentriques, correspondant à la jeunesse de l'animal, est recouvert (coupe 20) par une série de couches impaires. La stratification concentrique s'observe aussi sur les crura (Fig. 13, coupe 51).

Les crura se rattachent dans toute leur longueur, par une lame externe, à la limitante extérieure du pharynx et le corps aux limitantes des prolongements cœlomiques du collier *cöa*, ainsi qu'il a été dit plus haut; il y a continuité aussi avec la limitante qui recouvre dorsalement le col du diverticule pharyngien (Fig. 10) avec celle qui s'étend suivant l'axe des masses musculaires longitudinales du collier *lmi*. Notons ici que nous n'avons pas observé de tissu chondroïde dans les diverticules cœlomiques *cöa*. Ce que nous avions ainsi dénommé, dans notre note préliminaire, n'est que le système des membranes limitantes dont il vient d'être question.

Vésicule cardiaque, lacune sanguine centrale et glomérule. — Nous avons peu de chose à dire sur ces organes qui sont nécessairement très uniformes dans tous les Entéropneustes.

La vésicule cardiaque, qui nous a paru complètement close, se présente sur les coupes transversales, avec la forme générale d'un triangle, dont le sommet est dorsal et dont la base dessine une forte concavité ventrale. Elle ne possède pas de prolongements auriculaires. La paroi est formée d'un épithélium à cellules assez élevées, surtout du côté ventral, et offrant extérieurement une limitante très nette. Nous n'avons aperçu de fibrilles (vraisemblablement musculaires) que sur une coupe tangentielle à la face inférieure (Fig. 4). La cavité de la vésicule cardiaque renferme très peu d'éléments cellulaires; son contenu reste absolument incolore.

La vésicule cardiaque est recouverte sur ses faces dorsale et latérales par la splanchnothèque, qui, sur la ligne médiane dorsale et vers le haut de l'organe, forme un septum dorsal. Les coupes montrent des différenciations musculaires dans cette splanchnothèque.

La lacune sanguine (Fig. 3 *b*) s'étend entre la vésicule cardiaque et le diverticule pharyngien. Elle n'a pas de paroi propre. Le sang s'y accumule après la mort, de préférence à la partie supérieure. Nous décrirons plus loin ses rapports avec le reste du système circulatoire.

Quant au glomérule, nous nous contenterons de dire qu'il se présente, de la façon la plus nette, comme un paquet de replis de la

splanchnothèque, coiffant en fer à cheval l'extrémité supérieure du diverticule pharyngien et s'étendant, à ce niveau, sur les faces latérales et ventrale de la vésicule cardiaque. Ces replis renferment à leur intérieur des lacunes sanguines formant un réseau, communiquant avec la lacune centrale et plus ou moins remplies de sang. C'est ce que montre la Fig. 3. L'organe n'est pas nettement délimité, mais, sur sa périphérie, passe graduellement à la splanchnothèque ordinaire, dont il n'est qu'une différenciation locale.

2. Le collier.

Le collier chez *Protobalanus koehleri* présente la même disposition générale que chez les autres Entéropneustes, avec un caractère général de simplicité qui se traduit surtout par l'absence des cavités périhémales.

Paroi. — L'ectoderme est très épais et très glandulaire. Sur le vivant, il sécrète notablement de mucus. Dans l'un des individus coupés par nous, surcoloré à l'hémalun, puis différencié à l'alcool chlorhydrique, l'ectoderme du collier se distingue d'une façon très nette de celui du reste du corps. Une grande partie des cellules y ont en effet retenu le colorant d'une façon massive et intense, de sorte qu'à un faible grossisement, toute la paroi se présente comme une tache foncée. La localisation de cet aspect au collier est absolue et sans transition aux régions voisines; c'est ce que montre la Fig. 14, fragment dorsal d'une coupe transversale passant par l'extrémité postérieure du collier. Il est bon de dire que les coupes ainsi colorées sont sur la même lame que celles du gland et du début de la région branchiale; celles-ci ont donc été traitées d'une façon rigoureusement identique et l'aspect du collier ne peut tenir à une différence dans le mode de préparation. Il y a donc une particularité de structure dans les éléments glandulaires de la région collaire.

A sa face profonde, l'ectoderme montre une couche nerveuse continue, peu épaisse et au dessous la limitante séparant l'ectoderme du revêtement cœlomique qui tapisse toute cette région. Entre la couche nerveuse et la limitante, on constate de petits espaces remplis de sang, distribués irregulièrement; il y a donc, ici encore, un réseau de lacunes sanguines sous-ectodermiques.

Tube digestif. — Il y a peu à en dire, car il n'offre rien de spécial à *P. koehleri*. A la face dorsale du pharynx, on remarque deux sillons légers, suivant le trajet des crura de la pièce squelettique (Fig. 13). La portion comprise entre eux forme un bourrelet un peu

saillant. Les deux sillons convergent à l'entrée du diverticule pharyngien, qui occupe le prolongement antérieur à la bande médiane saillante. L'épithélium du pharynx est élevé; les noyaux sont accumulés particulièrement à sa face profonde; les cellules ont un contenu parfaitement clair et leurs cloisons sont bien visibles, mais de disposition assez compliquée. L'ensemble rappelle jusqu'à l'identité la structure de la portion supérieure du diverticule pharyngien.

A sa face profonde, l'épithélium pharyngien montre encore une couche nerveuse nette dans les parties voisines de la bouche et du pédicule du gland (v. Fig. 10—11). Partout il est revêtu par une limitante le séparant de l'endothélium cœlomique; elle se rattache aux crura du squelette (v. Fig. 13) qui finalement se confondent avec elle.

Cavités cœlomiques. — Les cavités cœlomiques du collier conservent une parfaite simplicité; elles se réduisent en effet à la paire de poches qui, chez la larve des Entéropneustes, correspond à la région collaire.

Ces deux poches restent complètement séparées par un septum absolument continu, aussi bien dorsalement que ventralement (Fig. 12 *sd* et *sv*). Ce septum est formé par les deux lames pariétales accollées des deux sacs cœlomiques, entre lesquelles règne une limitante. Contre la paroi ectodermique du collier et la paroi pharyngienne, on retrouve l'épithélium des sacs cœlomiques à peine modifié. En effet, dans cette espèce, les formations musculaires de la région collaire sont très faibles. C'est à peine si l'on peut parler d'une couche de muscles pariétaux. Sur le pharynx, elle est un peu plus visible et formée surtout de fibres annulaires, qui atteignent un assez grand développement au voisinage de la bouche et autour du pédicule du gland, ainsi que sur la cloison de séparation du cœlome collaire et de celui du tronc (Fig. 24).

Ces derniers muscles se continuent avec le double faisceau longitudinal qui court parallèlement aux crura du squelette (*lmi* Fig. 11). Ces muscles viennent probablement d'un repli de l'épithélium cœlomique, car, suivant leur axe, s'étend une lame de limitante qui, à son bord libre, renferme, de chaque côté, l'un des vaisseaux efférents du gland (*rev* Fig. 11). Ces muscles *lmi* et ces deux lames de limitante se prolongent dans le pédicule du gland (Fig. 8) et celui-ci renferme ainsi une paire de prolongements (*cöa* Fig. 7) du cœlome collaire, qui s'étendent jusqu'à l'extrémité supérieure de la pièce squelettique, au contact de la paroi du cœlome du gland.

La cavité cœlomique du collier elle-même, qui, chez beaucoup d'Entéropneustes, est obstruée par d'abondantes formations conjonctives

est ici à peu près complètement libre; on n'y observe sur les coupes transversales qu'un petit nombre de travées fibreuses de nature musculaire, formant un réseau très lâche entre le pharynx et la paroi.

La cavité cœlomique communique avec le dehors par les deux canaux habituels qui débouchent dans la première paire de fentes branchiales. Nous en avons figuré (Fig. 23) un longitudinalement, sur une coupe parallèle au plan sagittal. A leur sommet, leur épithélium s'infléchit et se continue avec le revêtement péritonéal. Leur paroi est formée par un épithélium très compact, où les noyaux sont disposés sur plusieurs couches extrêmement denses.

Le caractère le plus important du cœlome collaire est l'absence complète de cavités péripharyngiennes et de cavités périhémales.

Les cavités péripharyngiennes sont une paire de prolongements du cœlome du tronc qui s'avancent dans la région collaire, revêtant latéralement le tube digestif. Générales chez les *Ptychoderidae*, elles existent chez une partie des *Glandicipitidae* et parmi les *Harrimaniidae* seulement chez *Dolichoglossus kovalevskii*. Nous n'en avons pas trouvé trace chez *P. koehleri*.

Quant aux cavités périhémales, elles sont une paire de diverticules dorsaux du cœlome du tronc qui, chez tous les Entéropneustes antérieurement connus se prolongent dans le collier, entre le pharynx et la moelle collaire. Elles sont en grande partie remplies par des muscles longitudinaux. En général, elles s'avancent jusque dans le pédicule du gland, à hauteur du pore collaire. Mais, chez *Harrimania kupfferi*, elles vont moins loin et de terminent à hauteur de l'entrée du diverticule pharyngien. Chez *Protobalanus koehleri*, sur toutes les coupes transversales de la région collaire, proprement dite, on voit (Fig. 8, 10—12) que le vaisseau dorsal *vd* a pour paroi le septum dorsal du cœlome collaire lui-même. Il en est encore ainsi dans la Fig. 14, qui est une coupe transversale passant non loin des extrémités des crura du squelette, c'est à dire à la partie postérieure du collier. Il n'en est plus de même dans les Fig. 15—16 qui montrent en coupes transversales la paroi pharyngienne dorsale, la portion ventrale de la moelle collaire, et les formations interposées. Ces deux coupes sont respectivement les Nos. 68 et 72 repérées sur la reconstitution de la pièce squelettique; elles sont situées à la séparation du collier et du tronc. On voit, dans la seconde, sur les côtés, la coupe *tr* de l'extrémité antérieure des canaux collaires et l'on constate que les deux moitiés du cœlome collaire *cöa* sont séparées par une paire de cavités *cöp*, renfermant des muscles longitudinaux et séparées elles-

mêmes par un septum médian. La coupe Fig. 15 n'atteint plus que l'extrémité de la cavité *cöp* de gauche. Ces cavités *cöp* sont les extrémités dorsales antérieures du cœlome, mais s'arrêtent à la limite du tronc et du collier, au lieu de se prolonger tout le long de celui-ci comme chez les autres Entéropneustes.

Il en résulte que, chez *P. koehleri*, les cavités cœlomiques dans la région collaire, conservent pure la disposition embryonnaire primordiale. Le développment des cavités périhémales, chez les autres Entéropneustes, est très précoce, car Bateson les a trouvées déjà sur un embryon de *Dolichoglossus kovalevskii* ne présentant encore qu'une seule paire de fentes branchiales.

Moelle collaire. — Nous placerons ici la description de cette partie importante du système nerveux, en nous bornant d'ailleurs aux particularités qu'elle offre chez *P. koehleri*. Il en a été représenté des sections transversales dans les Fig. 8, 10—12, 14.

La moelle collaire est revêtue dans toute son étendue par la paroi cœlomique, qui a ici un caractère épithélial pur. Entre les deux tissus, se trouve une limitante qui loge, sur le bord médian ventral de la moelle, le vaisseau médian dorsal ou vaisseau afférent du gland. Elle est rattachée partout à la paroi dorsale du collier, par le septum dorsal continu, qui, typiquement (Fig. 10), se compose de deux feuillets épithéliaux accollés et séparés par une limitante.

La moelle elle-même se compose, comme on le sait, de deux parties: l'une dorsale, cellulaire, l'autre ventrale, à aspect fibrillaire, comme la couche nerveuse générale de l'ectoderme (elle est figurée en jaune). Cette dernière partie forme, en coupe transversale, une bande assez épaisse dans toute la région antérieure et postérieurement prend graduellement la forme d'un croissant. Nous n'avons pas vu de cellules géantes.

A ses deux extrémités, la moelle collaire se termine par une profonde fossette ectodermique. La supérieure seule a été représentée (Fig. 8), elle a une section arciforme. Ces deux fossettes ne sont pas reliées l'une à l'autre par un canal axial continu. Si l'on examine les coupes transversales successives, on observe une série de petites cavités, limitées par des cellules rangées en épithélium; mais ces cavités sont indépendantes les unes des autres; on peut en trouver deux sur une coupe (Fig. 11).

Un dernier point reste à signaler. Chez les *Ptychoderidae*, la moelle collaire est reliée à l'ectoderme dorsal, à diverses hauteurs, par des cordons sagittaux, plus ou moins épais, et formés de cellules

semblables à celles que l'on trouve dans la masse même de l'organe. C'est ce que Spengel a appelé les racines (Wurzeln). Or, nous croyons en avoir reconnu nettement une ébauche, sur l'un des individus étudiés. En effet, sur plusieurs coupes successives, dont l'une (Fig. 18) a été représentée, les deux lames épithéliales qui constituent le septum dorsal, au lieu d'être accollées, sont écartées; la limitante est dédoublée et, entre ses deux lames, la substance de la moelle collaire se prolonge en un cordon présentant des noyaux à diverses hauteurs. Nous avons examiné avec soin si cette lame cellulaire se prolongeait effectivement jusqu'à l'ectoderme et constaté que, sur plusieurs des coupes où on la rencontre, elle s'arrête à peu de distance, et est alors coiffée, à son bord dorsal, par une limitante. Mais, sur deux coupes consécutives, il y a contact véritable avec l'ectoderme et la limitante n'existe plus. La moelle se prolonge donc là jusqu'au tégument, par une lame sagittale cellulaire, tout à fait comparable aux racines des *Ptychoderidae*. Il faut, selon toute vraisemblance, rapprocher cette observation de celles que Spengel (Monographie, p. 613; tab. 26, fig. 7—13; tab. 18, fig. 30; tab. 30, fig. 93—95) a faites chez les jeunes *Glossobalanus minutus* et chez un *Dolichoglossus kovalevskii* adulte. Ce dernier cas est tout à fait analogue à celui qui est réalisé ici. Ce sont les deux seuls, jusqu'ici, en dehors des *Ptychoderidae*, où il existe des formations radiculaires.

3. Le tronc.

On peut diviser le tronc chez *P. koehleri*, comme chez les autres Entéropneustes, en quatre régions (branchiale, génitale, hépatique, postérieure), mais l'absence complète de diverticules hépatiques en rend la délimitation très artificielle. Nous étudierons les divers organes dans l'ensemble du tronc.

Ectoderme. — L'ectoderme, d'une façon générale, est élevé et très glandulaire; les noyaux y sont disposés à diverses hauteurs. Dans la région génitale, d'un individu femelle renfermant de gros ovules, il est aminci, peut-être par suite de la distension produite par les glandes génitales. En arrière, les portions glandulaires de l'ectoderme tendent à se localiser et forment de petits tubercules disposés assez irrégulièrement, sur les faces dorsale et latérales, généralement absentes à la face ventrale. La Fig. 40 représente, d'après le vivant, ces papilles dans la région anale.

Sur les lignes médianes dorsale et ventrale, tout le long du corps, les éléments glandulaires manquent ou sont très rares et

l'aspect de l'ectoderme (Fig. 30, 31) rappelle tout à fait la partie cellulaire de la moelle collaire. En même temps, la couche nerveuse, qui existe partout, est là beaucoup plus développée, pour former les troncs nerveux longitudinaux dorsal et ventral.

Enfin, à sa face profonde, l'ectoderme se termine, au contact des éléments cœlomiques, par une limitante très nette. Entre celle-ci et la couche nerveuse, on aperçoit, de place en place et irrégulièrement distribuées, des lacunes sanguines, formant tout un réseau sous-ectodermique. Nous les avons figurées en plusieurs endroits.

Cœlome, paroi cœlomique et musculature. — Le cœlome du tronc de *P. koehleri* offre une disposition tout à fait primitive; il n'envoie comme nous l'avons déjà vu, ni espaces périhémaux, ni espaces péripharyngiens dans le collier; et ne forme pas non plus dans les régions antérieures du tronc de parties dorsales individualisées; il n'y a donc pas de septa latéraux. Le cœlome est donc constitué simplement par une paire de cavités, s'étendant de la base du collier à l'anus et séparées dans le plan médian par un mésentère résultant de l'accollement de leurs parois. Elles sont séparées du cœlome collaire par une cloison complète. La paroi cœlomique conserve, suivant les points, un caractère épithélial ou se différencie en muscles.

Les muscles pariétaux de *P. koehleri* ont la disposition typique des *Harrimaniidae*. Il n'y a pas de muscles annulaires, mais seulement des muscles longitudinaux. Ils sont fortement développés à la face ventrale, où ils atteignent le septum médian. Ils vont en diminuant d'épaisseur latéralement, et sont interrompus suivant les lignes longitudinales passant par les pores génitaux et branchiaux (c'est ce qui explique probablement qu'en captivité les ovules font facilement hernie à l'extérieur). Ils s'épaississent à nouveau près du septum dorsal. Les muscles ventraux s'atténuent progressivement vers l'extrémité postérieure du corps comme le montre la coupe Fig. 41.

Sur la ligne médiane, dorsalement et ventralement, la couche musculaire se raccorde avec l'épithélium des septa dorsal et ventral. Quant à ces septa, ils ont partout le caractère d'une double lame épithéliale, renfermant intérieurement une limitante, où sont logés les deux vaisseaux longitudinaux sagittaux. Ces septa sont très courts, surtout du côté ventral, où, dans la partie antérieure, la couche musculaire occupe presque tout l'espace situé au-dessous du tube digestif (v. Fig. 31).

Appareil branchial. — L'appareil branchial de *P. koehleri* se rattache par sa structure au type des *Harrimaniidae* et surtout de

H. kupfferi. Il s'en distingue par une structure plus simple encore de l'appareil squelettique. Le nombre des pores branchiaux varie beaucoup avec la taille de l'animal. Nous en avons compté jusqu'à 40 de chaque côté. Un autre individu nous en a montré 27 paires. Sur un autre, où les glandes génitales n'étaient pas apparentes extérieurement, il y en avait 15.

Mentionnons ici qu'au voisinage immédiat de ces pores, nous avons observé en grand nombre, sur les coupes, posés sur l'épithélium, des parasites unicellulaires, à contenu clair, avec un noyau arrondi, assez massif (Fig. 29). Nous ne les avons malheureusement pas étudiés à l'état vivant. Spengel avait trouvé sur *H. kupfferi* des parasites tout à fait analogues. On en trouve, mais en moins grand nombre sur l'ectoderme des diverses régions du tronc.

Chaque fente branchiale s'ouvre au dehors par un pore plus ou moins circulaire (Fig. 2) et dans le tube digestif, par un vaste orifice, comblé en partie par une languette qui lui laisse la forme d'un V. Nous n'insistons pas sur la morphologie de ces fentes qui a été étudiée en détail par Spengel. La Fig. 21 montre ces diverses fentes, telles qu'elles se présentent sur une coupe longitudinale, parallèle au plan sagittal; pour deux d'entre elles, le pore branchial se trouve compris dans la coupe elle-même. Les coupes transversales sont assez difficiles à interpréter, parce que, par suite de la contraction de l'animal, lors de la fixation, les fentes ne sont pas exactement transversales. La Fig. 27, empruntée à une coupe transversale passant par la dernière fente branchiale d'un individu jeune, montre celle-ci à l'état de simple canal, non encore subdivisé par une languette. Dans la Fig. 25, il s'agit encore d'un individu assez jeune et d'une région où les languettes ne sont pas complètement formées. Les Figg. 24 et 26 montrent des aspects de coupes transversales de la région branchiale chez des adultes.

La paroi des fentes a une structure particulière, qui reproduit avec exagération celle que Spengel a trouvée chez *H. kupfferi* et qui était un exemple unique jusqu'à la description toute récente de *Dolichoglossus bournei* par K. R. Menon (1903). Cette paroi est constituée en effet par un épithélium extrèmement élevé, formant de véritables coussins et constitué par des cellules très fines et très serrées, dont les noyaux très colorables sont disposées en une série de lignes très denses. La Fig. 19 montre une petite portion d'un semblable épithélium, dans la partie où il se raccorde avec celui de l'œsophage. Voir aussi la Fig. 28. A un faible grossissement, cet épithélium

branchial se présente comme une tache massive; ses cellules sont garnies de longs cils vibratiles.

Quant aux rapports des fentes branchiales et de l'œsophage, *P. koehleri* se rattache au type des *Harrimaniidae*, c'est-à-dire que l'œsophage conserve la forme simple d'un cylindre à section circulaire et qu'il reste dans la portion médiane dorsale, entre les deux rangées de fentes, une bande assez large (bande épibranchiale) d'épithélium non modifié (Fig. 24, 26).

Le squelette branchial chez *Protobalanus* a la disposition typique, mais avec plus de simplicité que chez les formes antérieurement connues. Nous en avons représenté (Fig. 22) une reconstitution pour trois fentes consécutives. Chaque septum branchial offre dans sa région médiale une tigelle, résultant en réalité de la soudure de deux tigelles parallèles, appartenant aux deux fentes mitoyennes; c'est la tigelle septale (Septalzinke de Spengel). Elle se divise d'ailleurs très rapidement en deux branches divergentes, qui suivent les bords des fentes branchiales auxquelles elles appartiennent. A son sommet la tigelle septale se bifurque en ses éléments constituants pour former deux arcades, contournant chacune le sommet correspondant de la fente branchiale; mais, chez tous les autres Entéropneustes, ces arcades se continuent le long des bords des languettes, en une tigelle allant jusqu'à l'extrémité de celles-ci. C'est ce que Spengel appelle Zungenzinke; cette tigelle n'existe pas ici. Les arcades s'atténuent très vite et se terminent au point où elles deviendraient Zungenzinken. Naturellement, il n'y a pas trace de synapticules. Il y a tout lieu de croire que cet état de simplicité de l'appareil squelettique branchial est primitif et non pas régressif. D'une façon générale, il nous semble y avoir une corrélation compensatrice entre le squelette branchial et la structure de l'épithélium branchial, le premier étant moins développé chez les types où le second prend une grande épaisseur (*H. kupfferi*, *D. bournei*, *P. koehleri*). Il s'établit sans doute là une sorte de suppléance au point de vue mécanique.

Les canaux collaires débouchent dans la première fente branchiale (Fig. 23).

Tube digestif. — Nous avons déjà indiqué sa structure dans la région branchiale. Dans cette portion œsophagienne, les parties non modifiées pour constituer les fentes branchiales ont un épithélium qui ne diffère pas beaucoup de celui de la région collaire. Il est élevé, les noyaux sont disposés à plusieurs hauteurs, mais accumulés surtout vers la face interne; les cellules ont un contour très clair.

Une coupe, telle que la Fig. 19, montre son raccordement parfois très rapide avec l'épithélium des fentes branchiales qui a un caractère tout différent.

L'épithélium intestinal garde le même aspect, un peu en arrière de la région branchiale (du moins chez les individus jeunes, peut-être parce qu'il se formera d'autres fentes branchiales encore, en arrière de celles qui existent), mais passe assez rapidement à une forme très différente. Les cellules deviennent plus hautes et plus larges, les noyaux ne sont plus disposés que sur un seul rang, à la face externe de l'épithélium. A la face interne, au lieu d'une surface unie, comme dans la région œsophagienne, on a de nombreux replis et villosités se traduisant sur les coupes transversales par des festons. L'épithélium devient manifestement absorbant: au voisinage de la lumière de l'intestin et dans celle-ci, on trouve de nombreuses boules de sécrétion. C'est le passage à la région hépatique. Mais il n'y a aucune différenciation de diverticules hépatiques, ni par suite de limites nettes à la région de ce nom. Le caractère absorbant de l'épithélium commence à se manifester peu en arrière de la région branchiale, c'est-à-dire en pleine région génitale, il n'atteint toutefois son apogée qu'en arrière de celle-ci. C'est aussi la région la plus difficile à étudier sur les coupes, parce que les individus fixés après peu de captivité (afin d'obtenir une bonne conservation histologique) conservent dans cette portion de l'intestin des corps étrangers et notamment des grains de sable qui lacèrent toutes les coupes. Nous n'en avons eu aucune série satisfaisante.

Cela nous conduit à laisser un léger point de doute sur la non-existence de pores intestinaux au début de la région hépatique. Nous n'en avons jamais trouvé, dans les régions où on en a signalé chez d'autres espèces, malgré un examen attentif de nos préparations. Mais, à cause des imperfections qu'elles présentent, nous préférons ne pas affirmer formellement leur absence, tout en croyant qu'ils n'existent pas.

Nous n'avons pas vu davantage, aucune des différenciations qu'offrent d'autres Entéropneustes, dans ces parties du tube digestif, telles que le siphon dorsal (Nebendarm) ou une gouttière ciliée (Wimperrinne) etc. En somme en ce point encore *P. koehleri* montre une grande simplicité de structure.

En arrière de la région hépatique, l'épithélium intestinal devient graduellement moins élevé. Les noyaux des cellules sont situés à la

face externe; la surface interne montre encore des replis ou villosités mais de peu d'importance.

Dans toute l'étendue du tube digestif, entre l'épithélium et la limitante, circule du sang, dans un réseau de lacunes (Fig. 38). Cette vascularisation est plus ou moins abondante suivant les régions. Elle paraît restreinte dans la partie postérieure du corps, et au contraire très développée dans les parties absorbantes de l'intestin. En arrière de la région génitale, par exemple, les coupes transversales montrent le plus souvent un anneau sanguin presque ininterrompu derrière l'épithélium; on pourrait parler là d'un sinus sanguin périintestinal.

Système circulatoire. — Nous ne nous étendrons par longuement sur cet appareil qui présente la même disposition générale que chez les autres Entéropneustes et dont nous avons déjà décrit diverses parties, au fur et à mesure de l'exposé.

Les vaisseaux nous ont apparu partout, conformément à l'opinion de Spengel, comme de simples lacunes, soit entre un épithélium et la limitante du cœlome (réseaux vasculaires périintestinal et sous-ectodermique), soit entre deux parois formées par des limitantes. Ce dernier cas est notamment celui des vaisseaux longitudinaux médians situés dans le septum dorsal et le septum ventral (Fig. 30—31). Nous n'avons vu nulle part d'épithélium appartenant en propre à ces vaisseaux. L'épithélium péritonéal, à l'endroit où il les recouvre, peut subir une légère différenciation musculaire; cela a lieu pour le vaisseau longitudinal médian dorsal.

Au point de vue de la disposition anatomique, nous avons retrouvé dans le tronc les deux vaisseaux longitudinaux médians et les réseaux lacunaires périintestinal, sous-ectodermique et périgonadial; nous n'avons pas vu nettement les vaisseaux latéraux longitudinaux sous-ectodermiques, mais cela peut tenir à l'insuffisance de nos matériaux; les vaisseaux longitudinaux latéraux de l'intestin ne se sont pas non plus montrés avec netteté. Nous n'avons pas étudié la vascularisation de la branchie.

Dans le collier, le vaisseau dorsal médian qui continue celui du tronc a des connexions particulières, à cause de l'absence de cavités périhémales; il est formé par la limitante du bord ventral de la moelle collaire et deux feuillets de limitante appartenant au septum dorsal du cœlome collaire. Dans le gland, ce vaisseau *vd* se continue dorsalement par rapport aux prolongements *cöa* du cœlome collaire (Fig. 6), se place à droite du canal cœlomique du gland (*pc* Fig. 5), et, en arrivant à la base de la vésicule cardiaque paraît se dédoubler en restant dorsal par rapport à lui (Fig. 4). Nous n'avons pas aperçu

sa communication avec la lacune centrale *b*. Spengel remarque d'ailleurs qu'elle est rarement bien visible.

Le sang passe de la lacune centrale dans celles qui occupent l'axe des divers replis glomérulaires. A la base de ce dernier organe il contourne de chaque côté la paroi latérale du diverticule pharyngien *div*, pour former deux vaisseaux latéraux, les vaisseaux efférents du gland *rev* (Fig. 4—6, 8, 10—13). On les suit tout le long du collier, à l'intérieur de la limitante qui occupe l'axe des muscles collaires longitudinaux *lmi*. Ces vaisseaux, chez les divers Entéropneustes, dessinent un anneau oblique dans le collier et se réunissent ventralement pour former le vaisseau longitudinal médian ventral du tronc. Nous n'avons pu voir nettement la partie inférieure de l'anneau. Mais nous n'avons étudié le système circulatoire que sur un très petit nombre d'individus et l'on n'aperçoit de ce système que les parties où le sang était accumulé, lors de la fixation. Les parties vides de sang, au contraire, sont très difficiles à apercevoir.

Système nerveux. — Nous avons déjà décrit la moelle collaire (Kragenmark) qui est la partie de l'organe la plus susceptible de variations morphologiques, d'une espèce à l'autre. Pour le reste, nous nous contenterons de dire qu'il concorde essentiellement avec ce que l'on connaît chez les autres Entéropneustes: couche continue fibrillaire, à la face profonde de l'ectoderme, épaissie sur les lignes médianes dorsale et ventrale pour former deux troncs longitudinaux, plus épaisse aussi dans le gland et surtout à sa base, formant enfin deux anneaux renforcés l'un à la base du collier (Fig. 24), l'autre occupant tout le pédicule du gland où la couche nerveuse est très importante (Fig. 6). Ce sont-là des faits communs à tous les Entéropneustes et sur lesquels nous n'insistons pas.

La couche nerveuse existe à l'entrée du pharynx, au moins dorsalement.

Système génital. — Nos observations sur le système génital de *Protobalanus* sont assez fragmentaires, en ce sens qu'elles ont porté à peu près uniquement sur des gonades déjà avancées. Nous ne pouvons rien ajouter à ce que l'on sait sur leur origine. D'ailleurs *P. koehleri* ne paraît pas une espèce favorable à cet égard; il ne semble pas y avoir, comme chez *P. kupfferi*, une production continue de gonades, à l'extrémité postérieure de la région génitale.

La région génitale empiète peu sur la région branchiale; dans plusieurs cas, les premières gonades se trouvaient même en arrière des dernières branchies; et nous avions signalé cette disposition comme

typique dans notre communication préliminaire. Nous n'avons jamais trouvé qu'une seule série de gonades, la série latérale. Jamais nous n'en avons trouvé une seule médiale, ce qui est au contraire le cas chez *H. kupfferi*. Comme plusieurs des individus étudiés avaient des produits génitaux très voisins de la maturité, nous croyons qu'il n'y a jamais de gonades médiales. Il n'y a jamais d'expansions latérales du corps (Genitalflügel).

Au point de vue de la structure, les gonades nous ont présenté: 1° un revêtement péritonéal (dans lequel toutefois nous n'avons pas observé de fibres musculaires); 2° une limitante, sous laquelle se trouve un réseau vasculaire; 3° le tissu génital proprement dit.

Considérons d'abord les mâles. Nous n'en avons observé que deux. Chez le plus jeune (Fig. 32), les gonades sont déjà assez développées. Les spermatoblastes laissent au centre un espace assez étendu qui est envahi progressivement par des prolongements en forme de lames, de l'épithélium séminal. Les cellules séminales sont disposées nettement en cordons (Fig. 33) comme l'a remarqué Spengel, notamment chez *H. kupfferi*. L'autre mâle avait des gonades plus grosses, se comprimant mutuellement et formant des masses considérables de part et d'autre de l'intestin; mais il n'y avait pas encore de spermatozoïdes mûrs. En ce qui regarde les gonades mâles, nous ajouterons encore que, sous la limitante, on trouve un épithélium pariétal différencié, très aplati, appartenant en propre à l'ampoule testiculaire.

Pour les femelles, nous n'avons que peu de données sur l'ovogénèse qui cependant paraît très intéressante. Chaque gonade a une paroi propre, formée par un épithélium très aplati, enveloppant aussi chaque ovule en un follicule. Les gonades ne tardent pas à montrer une cavité centrale et sur la paroi se forment de nouveaux ovules.

L'ovule jeune a un protoplasme finement granuleux, se colorant bien par l'éosine. Le noyau montre, au cours de l'ovogénèse, des phénomènes curieux mais que nous n'avons pu étudier d'une façon suffisamment détaillée et que nous nous bornons à signaler (v. Fig. 36). Chez les ovules jeunes, le nucléole présente (sur les coupes, après coloration) une vacuole (ou quelquefois plusieurs) à contour bien délimité. Sur des ovules encore très petits, on remarque dans le noyau une série de corpuscules chromophiles, sphériques (Fig. 36 a—c) et il n'est pas difficile de constater qu'ils proviennent du nucléole, ainsi que le montrent des aspects tels que les Fig. 36a, b. A ces stades, ces corpuscules sont disséminés dans tout le noyau. Si,

au contraire, on étudie des ovules plus âgés, où le vitellus a déjà apparu, le noyau a un aspect homogène et ces corpuscules ne s'y retrouvent plus; mais, vers la périphérie du noyau, on constate un nucléole volumineux, à paroi peu nette, et renfermant un grand nombre de corpuscules semblables aux précédents, disposés en rangées très régulières (Fig. 36d); enfin sur des ovules plus âgés encore, on n'en trouve plus trace, le nucléole est homogène. Il y aurait là des processus intéressants à suivre de près, comme exemples de migrations de la chromatine, au cours de l'ovogénèse; on connaît déjà un certain nombre de faits analogues dans divers groupes (cf., par exemple: Carnoy et Lebrun, Vésicule germinative et globules polaires chez les Batraciens, in: La Cellule, V. 12 et 14, 1897—1898).

Le protoplasme des ovules, d'abord finement granuleux, produit à un moment donné des sphérules vitellines très petites et très serrées (Fig. 37) qui l'envahissent complètement; elles se colorent par l'éosine. L'ovule atteint des dimensions assez considérables. Nous en avons observé sur plusieurs individus, qui dépassaient 400 μ. Ce sont les dimensions de ceux de la Fig. 34, si on les calcule à l'aide du grossissement. Il est possible que ce ne soit pas encore la taille maximum correspondant à la maturité.

Nous avons à mentionner encore l'existence, autour des gonades, de cette substance réfringente, rappelant, par son aspect, la graisse et qui, sur le vivant, évoque l'aspect de glandes; cela a, du reste, trompé les premiers observateurs des glandes génitales chez les Entéropneustes. Spengel a résumé (Monographie, p. 656) ce que l'on sait là-dessus. Nos matériaux n'ont pas été suffisants pour en faire une étude. Quoiqu'il en soit, *P. koehleri* appartient aux Entéropneustes à œufs volumineux; il dépasse certainement à cet égard *D. kovalevskii*. *H. kupfferi* par contre a des œufs atteignant 1 mm de diamètre et davantage. Nous n'avons vu ni la ponte, ni aucun stade du développement. La grosseur des œufs nous fait supposer (comme Spengel d'ailleurs pour *H. kupfferi*) que *P. koehleri* a un développement direct, de même que *D. kovalevskii*.

IV. Position systématique et affinités de *Protobalanus koehleri*.

Nous avons maintenant à extraire de la description anatomique précédente, les traits servant à préciser les affinités de *P. koehleri*.

Il se rattache évidemment à la famille des *Harrimaniidae*, telle que la définit Spengel (1901), c'est-à-dire aux Entéropneustes les plus

simples; les *Glandicipitidae* et *Ptychoderidae* offrent une complication plus grande de tous les organes.

Parmi les *Harrimaniidae*, ainsi que nous l'indiquions dans notre note préliminaire (1900), les ressemblances les plus marquées sont avec *H. kupfferi*; il s'en rapproche en particulier par la structure de l'épithélium péritonéal, par la grosseur des œufs, etc. Les cavités périhémales qui manquent complètement chez *P. koehleri*, sont déjà réduites chez *H. kupfferi*. Par contre, il y a un certain nombre de différences bien nettes. Nous nous bornerons à rappeler que la dernière espèce a toujours deux pores du gland, la première n'en a qu'un.

D'autres caractères, comme l'ébauche d'une racine à la moelle collaire, le grand développement de la musculature pariétale ventrale, la forme des crura de la pièce squelettique, lui sont communs avec *D. kovalevskii*, dont elle diffère par ailleurs (musculature du gland, absence de pores intestinaux postbranchiaux etc.).

L'indépendance spécifique de *P. koehleri* ne peut évidemment faire de doute et l'importance de certains caractères différentiels, comme l'absence de cavités périhémales, justifie la création d'un genre nouveau *Protobalanus*.

Les caractères propres à ce genre indiquent presque tous un état primitif, la persistance de dispositions embryonnaires. Nous citerons: pour le cœlome, la persistance pure et simple des trois groupes de cavités cœlomiques primitives de l'embryon, la conservation intégrale des mésentères, l'absence de septa latéraux dans le tronc, de cavités perihémales et peripharyngiennes dans le collier, la non-obstruction du cœlome par le mésenchyme; pour le tube digestif, la structure simple du diverticule pharyngien, sans poche ventrale, ni prolongement vermiforme, la disposition de l'œsophage, l'absence de sacs hépatiques, de siphon etc.; pour la branchie, la simplicité du squelette et l'absence de synapticules; pour l'appareil génital, l'existence d'une seule rangée de gonades etc. Comme rien n'indique que ces caractères de simplicité doivent être interprétés par une régression, nous pouvons dire que *Protobalanus koehleri* est un type primitif d'Entéropneustes. Appréciant (dans une lettre qu'il nous écrivait) l'importance de la conservation de la disposition primitive du cœlome, M. Spengel nous suggère même la création d'une famille nouvelle basée sur ce caractère. Nous nous rangeons, sur cette question de mesure à son opinion dont l'autorité est incontestable. Nous conclurons donc le mémoire en établissant au point de vue systématique les divisions nouvelles suivantes:

Protobalanidae fam. n. — Le cœlome conserve la disposition embryonnaire: une cavité pour le gland; une paire de cavités séparées par un mésentère pour le collier; une autre paire, à mésentère également persistant, pour le tronc. Pas de septa latéraux dans le tronc; pas de cavités périhémales ni péripharyngiennes dans le collier. — Les autres caractères comme chez les *Harrimaniidae.*

Genre unique: *Protobalanus.* (Diagnose de la famille.)

Espèce type: *P. koehleri* [1]).

Synonyme: *Balanocephalus koehleri* Caull. et Mesn. (1900).
„ „ Spengel (1901).

Diagnose: Gland: deux fois plus long que large, en extension; musculature circulaire réduite; cavité interne assez vaste; un seul pore à gauche; diverticule pharyngien sans poche ventrale ni prolongement vermiforme; pièce squelettique à corps allongé, sans crête ventrale nette et à extrémité antérieure sensiblement plane, avec deux crura assez longs, parallèles vers leurs extrémités. Coeur sans auricules.

Collier: Un peu plus court que la moitié de la longueur du gland; cavité cœlomique divisée en deux par un mésentère complet et non obstruée par du mésenchyme; musculature pariétale faible; pas de cavités périhémales ni péripharyngiennes.

Tronc: Musculature ventrale longitudinale forte, pas de musculature annulaire. Cœlome réduit à deux cavités latérales, séparées par un mésentère. Fentes branchiales (jusqu'à 40—50 de chaque côté) en V, simples, à paroi épithéliale épaisse, à squelette sans synapticules ni tigelles dans les languettes.

Tube digestif: Oesophage simplement cylindrique avec bande épibranchiale non modifiée; pas de pores postbranchiaux (?) ni de culs-de-sac hépatiques, ni de siphon (Nebendarm).

Gonades sur une seule rangée latérale, empiétant peu sur la région branchiale; œufs volumineux, dépassant 400 μ de diamètre.

Couleur générale, jaune miel (les gonades, blanc de lait chez le ♂, rosé chez la ♀).

Dimensions: 4—6 cm de long sur 1 mm à 1,5 mm de large.

Habitat: Anse St. Martin (Manche); zone des marées.

Août 1903.

---

1) Nous avons ainsi nommé cette espèce dans notre note préliminaire en l'honneur de notre collègue et ami M. R. Koehler, professeur de zoologie à l'Université de Lyon, dont le travail sur *Ptychodera sarniensis* (1886) a été une contribution importante à la connaissance des Entéropneustes.

Mémoires cités.

1900. Caullery et Mesnil, Sur une nouvelle espèce de Balanoglossus (B. koehleri) habitant les côtes de la Manche, in: CR. Soc. biol. Paris, V. 52, p. 256—258.
1882. Giard, Sur un type synthétique d'Annélide, parasite du Balanoglossus, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 95, p. 389—391.
1886. Koehler, Recherches anatomiques sur une nouvelle espèce de Balanoglossus le B. sarniensis, in: Bull. Soc. Sc. Nancy, (2) V. 8, p. 154—201, tab. 1—3.
1876. Marion, Dragages profonds au large de Marseille, in: Rev. Sc. nat. Montpellier, V. 4.
1886. —, Études zoologiques sur deux espèces d'Entéropneustes (B. hacksi et B. talaboti), in: Arch. Zool. expér., (2) V. 4, p. 305—326, tab. 16—17.
1903. Menon, K. R., Enteropneusta from Madras, in: Quart. Journ. Microsc. Sc., V. 47, 1903, p. 123—131.
1893. Spengel, Die Enteropneusten des Golfes von Neapel etc., in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel etc., Monographie 18.
1901. —, Die Benennung der Enteropneustengattungen, in: Zool. Jahrb., V. 15, Syst., p. 209—218.
1903. —, Beiträge zur Kenntniss der Enteropneusten (Pt. flava) ibid. V. 18, Anat., p. 271—326, tab. 24—29.

Explication des figures.

Planches 12 et 13.

Toutes les figures sont relatives à *P. koehleri*. La teinte jaune indique les zones nerveuses; les vaisseaux et lacunes sanguines sont indiqués en rose. Couleurs et notations sont conformes à celles de Spengel (1892 et 1903).

Lettres communes à toutes les figures:

b lacune centrale du gland
cöa cœlome collaire
cöp cœlome du tronc
dep bande épibranchiale de l'œsophage
div diverticule pharyngien
dw racine de la moelle collaire
ep ectoderme
epv épithélium cœlomique de la base du gland (splanchnothèque)
gl glomérule
go gonade
gp pore génital
h vésicule cardiaque
i intestin
kd languette subdivisant une fente branchiale
kh lumière de l'œsophage
kp pore branchial
kt poche branchiale
lm muscles longitudinaux
lmi muscles longitudinaux internes du collier
lmv muscles longitudinaux ventraux du tronc
mh cavité bucco-pharyngienne
nd tronc nerveux longitudinal dorsal
ndk moelle collaire
nv tronc nerveux longitudinal ventral
ov ovule
p pore du gland
pc canal cœlomique du gland
π protozoaire parasite sur l'ectoderme de *P. koehleri*
rev vaisseaux efférents du gland et du collier
sd septum dorsal
sk pièce squelettique
sk' les crura de la pièce squelettique
sep cloison séparant le cœlome collaire du coelome du tronc
sp fente branchiale
sv septum ventral
sz baguette squelettique du septum branchial
t coupe d'une tigelle squelettique de la branchie
tr canal collaire
vd vaisseau dorsal
vv vaisseau ventral

Planche 12.

Fig. 1. L'animal, in toto, vu dorsalement.

Fig. 2. Une paire de fentes branchiales d'après l'animal entier.

Fig. 3. Coupe transversale, passant par la vésicule cardiaque, le glomérule et l'extrémité supérieure du diverticule pharyngien.

Fig. 4. Coupe transversale, un peu au-dessous de la précédente.

Les figures suivantes représentent des coupes transversales effectuées sur un même individu et rencontrant la pièce squelettique; elles sont repérées par leur No. d'ordre, sur la reconstitution de cette pièce (Fig. 17).

Fig. 5. Coupe du pédicule du gland (No. 3).

Fig. 6. Coupe No. 9 passant par le pore *p* du gland.

Fig. 7. Coupe (No. 12) de la pièce squelettique et du diverticule pharyngien.

Fig. 8. Coupe transversale (No. 14), à la base du pédicule du gland et rencontrant la fossette antérieure de la moelle collaire.

Fig. 9. Coupe (No. 20) de la pièce squelettique et du diverticule pharyngien.

Fig. 10. Coupe (No. 27), dans la région du collier, montrant les rapports de la moelle collaire.

Fig. 11. Une coupe de la même région (No. 37), rencontrant déjà les deux crura de la pièce squelettique et menée à hauteur de la racine de la moelle collaire.

Fig. 12. Coupe transversale (No. 48) de l'ensemble du collier.

Fig. 13. Un fragment d'une coupe transversale du collier (No. 51) montrant la structure de l'épithélium pharyngien et les rapports de la pièce squelettique avec la limitante revêtant le tube digestif.

Fig. 14. Coupe transversale de la partie dorsale du collier menée vers sa base.

Fig. 15—16. Coupes transversales (Nos. 68 et 72), vers la séparation du collier et du tronc et limitées aux rapports de la face ventrale de la moelle collaire et de la partie dorsale de l'œsophage. Ces coupes montrent la terminaison antérieure de la portion dorsale du cœlome du tronc *cöp*, qui, chez *P. koehleri*, ne s'avance pas plus loin. La coupe Fig. 15 ne rencontre plus *cöp* qu'à gauche de la ligne médiane.

Fig. 17. Reconstitution de la pièce squelettique d'après 72 coupes transversales consécutives de 10 μ d'épaisseur. Les coupes représentées dans d'autres figures sont repérées et numérotées.

Fig. 18. Coupe transversale (No. 35) de la partie dorsale de la moelle collaire, montrant la lame cellulaire (Wurzel) qu'elle envoie à la paroi dorsale du collier, à l'intérieur du septum dorsal.

Fig. 19. Fragment d'une coupe de la région branchiale du tube digestif, montrant la structure de l'épithélium des fentes branchiales et son raccordement avec l'épithélium ordinaire de l'œsophage.

Fig. 20. Un fragment d'épithélium de l'œsophage.

Planche 13.

Fig. 21. Coupe longitudinale (parallèle au plan sagittal) à travers la portion antérieure d'un individu.

Fig. 22. Reconstitution du squelette de trois fentes branchiales consécutives et de ses rapports avec ces fentes. Les parties squelettiques sont figurées en noir.

Fig. 23. Fragment de coupe longitudinale, parallèle au plan sagittal, et passant par l'un des canaux collaires *tr*.

Fig. 24. Coupe transversale du tronc, à hauteur de la première fente branchiale; la coupe rencontre encore ventralement le cœlome collaire *cöa* et la cloison de séparation *sep* de ce cœlome et de celui du tronc. Cette cloison, surtout sur sa face tournée vers le tronc, est fortement musculaire.

Fig. 25. Coupe transversale de l'œsophage, passant par une paire de fentes branchiales chez un individu jeune.

Fig. 26. Autre coupe dans la même région.

Fig. 27. Coupe transversale de la dernière fente branchiale, chez un individe assez jeune.

Fig. 28. Coupe perpendiculaire au plan sagittal, d'un septum séparant deux fentes branchiales.

Fig. 29. Fragment d'une coupe transversale de l'ectoderme, au voisinage d'un pore branchial, montrant les protozoaires parasites π.

Fig. 30. Portion médio-dorsale d'une coupe transversale, dans la région branchiale.

Fig. 31. Portion médio-ventrale d'une coupe transversale dans la région génitale montrant le nerf longitudinal ventral.

Fig. 32. Coupe transversale d'un individu mâle, rencontrant deux gonades, à spermatogénèse encore peu avancée, et le pore de l'une d'elles.

Fig. 33. La région du pore génital de la figure précédente, à un plus fort grossissement.

Fig. 34. Coupe transversale très faiblement grossie ($\times$ 35), à travers la région génitale d'une femelle, montrant des ovules de grande taille (plus de 400 μ de diamètre).

Fig. 35. Fragment de coupe transversale passant par le pore génital, en voie de formation, d'une gonade femelle.

Fig. 36a—d. Quatre coupes de vésicules germinatives montrant l'émission, par le nucléole de corps figurés chromophiles qui se dis-

persent dans le suc nucléaire; en Fig. 36d le nucléole seul présente à son intérieur une série de ces corpuscules disposés régulièrement en rangées.

Fig. 37. Quelques sphérules vitellines d'un ovule.

Fig. 38. Fragment d'une coupe transversale de la région génitale, montrant les rapports de l'intestin, des gonades et de l'ectoderme avec l'épithélium cœlomique et les réseaux vasculaires.

Fig. 39. Coupe transversale de la région post-génitale (hépatique).

Fig. 40. Aspect de l'extrémité postérieure de l'animal (ad vivum), montrant les tubercules glandulaires de l'ectoderme.

Fig. 41. Coupe transversale de la région postérieure du corps.

Fig. 42. Portion médio-ventrale de cette coupe, montrant, en particulier, le faible développement de la musculature dans cette région.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

The Early Development of Eudendrium.

By

Chas. W. Hargitt,

Syracuse University, Syracuse, N. Y.

With plates 14—16.

While not a little has been done by various observers on the general character and life history of the *Eudendridae*, including more or less critical investigations upon the origin of the sex-cells, very little has been done, so far as I am aware, in the details of development of any of the species of the genus *Eudendrium*.

My own interest in the group began several years ago in relation to the origin of the sex-cells, brief reports upon which have appeared elsewhere and will be further referred to in another connection. While engaged on this phase of the subject I became impressed by some apparent anomalies in the ontogeny of one of the species. But for various reasons its critical study has until recently been delayed.

It is the purpose of the present paper to present in some details the origin of the ova and early development of *Eudendrium ramosum*, including briefer accounts of two or three other species.

While most of the material was collected and considerable of the work done at the Marine Biological Laboratory, Woods Holl, it has been carried to its present state of completion during the occupancy of the Smithsonian Table at the Naples Zoological Station, for the opportunity and courtesy of which I am under obligations to the Secretary of the Smithsonian Institution, Mr. S. P. Langley, LL. D.

Material and Methods.

Most of the material was obtained at Woods Holl, that of the species of *E. racemosum* and *E. capillare*, at Naples. The collections

were made at varying seasons, chiefly June, July and August at Woods Holl and during May and June at Naples, and in each case during at least two years, so that it may be safely assumed to represent average conditions of growth, maturity, etc. The preservation of material was under direct personal observation and in all cases upon perfectly fresh specimens and by a wide range of reagents, including hot sea-water, the various forms of Mercuric chloride, with and without acetic acid, and used both hot and cold; the various picric acid preparations, FLEMMING's solutions, weak and strong, HERMANN's solution, PERENYI's solution. The various preparations of formol, pure alcohol alone and with such reagents as formol and Mercuric chlorid in solution. While good fixation was obtained by both HERMANN's and FLEMMING's solutions, subsequent staining proved difficult and unsatisfactory. Upon the whole the best results were obtained from fixation with a strong alcoholic solution of Mercuric chloride. The several picric acid formulae have proved unsatisfactory in the fixation of coelenterate material, whether of hydroids, medusae, or their ova. Depending in my earlier collections upon the general repute of this reagent they were later found, greatly to my surprise and regret, to be almost worthless. PERENYI's solution gave only fairly satisfactory fixation. I have found in some cases excellent results from a 10 % solution of formol in sea-water, tho prepations in this medium were not constant, nor did stronger solutions prove any more satisfactory. In some cases a mixture of equal volumes of absolute alcohol and glacial acetic acid gave good results.

Origin of the Sex-cells.

Since the announcement of CAVOLINI (1785) that Hydroids produced eggs, although what he at that time supposed to be such were probably larvae, the subject of sex-cells has been a matter of extended interest and research. The researches of EHRENBERG, SIEBOLD, SARS, STEENSTRUP and DUJARDIN, established the fact and law of the "alternation of generations".

VAN BENEDEN (1843) seems to have earliest directed attention specifically to the question of the origin of the sex-cells in work done on Hydroids and announced that the eggs originate in the cells of the endoderm, while spermatozoa arise in the ectoderm. He proposed this as probably true throughout the animal kingdom, an illustration of hasty generalization from extremely limited data, and with the futile results usual in such cases.

The brothers Hertwig (1878) following up their researches upon the histology of the medusae, with investigations upon the origin of the sex-cells, announced that in medusae they were to be found in the epithelium of the sub-umbrella and from a somewhat limited range of comparisons announced the conclusion that among all Hydromedusae the sex-cells arise from the ectoderm and further that among the Scyphmedusae the sex-cells have their origin among the cells of the entoderm, a condition also true for the Anthozoa which had come under observation.

The extended researches of Weismann (1880, 1881, 1883, 1885) culminating in his classical monograph, 1883, limited almost exclusively to the Hydromedusae, marked apparently the climax of interest so far as it related to this phase of the subject.

However, investigations have continued with more or less interest up to the present time and not a little revision of Weismann's conclusions has been necessary due in part to the unsatisfactory and inconclusive methods which he had employed in his earlier researches. It should be noted that the work of Weismann had reference, not only to question of fact as to the simple matter of the origin of these cells but as to its bearing upon such problems as the relative rank of the hydroid and medusa, and further concerning its value as a means of classification.

Weismann has described in considerable detail the origin of the sexual cells in *Eudendrium*, as has also Kleinenberg, the latter observer contending for the origin of ova wholly from the ectoderm in contradiction of the former, who allows the possibility in *E. capillare* of an entodermal origin. Some reference to this apparent contradiction will be made in another connection.

In a previous contribution (1889), I was led to conclude that in the American species of *E. ramosum* the ova have their origin in the entoderm. The somewhat emphatic contention of Kleinenberg (1881) to the contrary which later came to my attention, as well as later observations upon these and other hydroids by others led me to a more critical reexamination of my earlier work and its extension to several other species of *Eudendrium*, namely, *E. racemosum* Cavolini, *E. dispar* Agassiz, and a very small species found at Woods Holl, probably *E. tenue* Ag., also *E. capillare*, and in brief with the following conclusions:

1) In *E. racemosum* Cavolini, ova are undoubtedly found in both ectoderm and entoderm, but the larger were invariably in the ecto-

derm, and the smaller as invariably in the entoderm, as shown in Fig. 1. The inference would seem to be warranted that their origin is in the latter tissue from which they migrate into the ectoderm through which they further migrate to the gonophores. I have not been able to certainly demonstrate the actual passage of ova from the one tissue to the other as WEISMANN seems to have done, or as BRAUER has figured in the case of *Tubularia mesembryanthemum*, though do not question it as a fact.

2) In *E. dispar* AG. there were found identical conditions to those described for *E. racemosum*. Ova abound in both tissues, but the larger and more mature are found invariably in the ectoderm. In the region of the hydranth ova were found, as in other portions of the body, but were here always approaching maturity.

In a few cases a condition which had every appearance of the passage of the egg directly through the supporting lamella was observed in the region near the gonophores tho not elsewhere. Fig. 2 represents a camera sketch of a long section of this hydroid showing the relative size and position of ova.

3) In *E. tenue* AG. a distinctively different condition was found. This is a very minute hydroid and correspondingly difficult to study. Only transverse sections were made, a camera sketch of one of which is shown in Fig. 3. In no case were ova found in other than the entoderm, as shown in the figure. The specimens were taken during the height of the breeding season and with sexual products in all stages of development.

4) *E. ramosum*. As intimated above I have taken occasion to carefully review my earlier work on this species with the result that the later observations confirmed in every detail those originally made. Fig. 4 presents an average condition found in this hydroid during its reproductive season.

5) An examination of *Eudendrium capillare* ALDER confirms in almost every detail WEISMANN's conclusions and are in such perfect accord with the conditions found in *E. tenue* as to further suggest the long suspected identity of these species. I should state that in a single case among hundreds of sections of this hydroid there was found an egg in the ectoderm in the region of a gonophore, which was approaching the state of maturity usually attained about this time, which suggests the probability that it had passed into the ectoderm in this region in approaching the gonophore during the process of migration thitherward.

Reference was made in a preceding paragraph to the apparently contradictory observations of KLEINENBERG and WEISMANN. It seems to me this may be rather apparent then real. In the first place several species of *Eudendrium* so closely resemble each other at certain stages of development as to render it easy to mistake the one for the other.

In the next place, there seems to have been assumed the inference that the species of a given genus should have the same mode of origin the sex-cells. This is clearly an unwarranted assumption as the foregoing observations, as well as many others by various observers, abundantly demonstrate.

KLEINENBERG's suggestion that the differences may be due in some measure to seasonal conditions to which sexual processes may be more or less responsive seems to be wholly inadequate as an explanation. In the cases above cited, which were all obtained under substantially identical circumstances and at approximately the same season, it can, of course, have no significance. It would seem more probable that there are undoubted variations in the same species arising from intrinsic conditions of nutrition, or similar physiological changes, and granted the fact of migration of these cells their response to these changes is only what might be naturally expected. Moreover, it is not altogether improbable that such conditions of metabolism might measureably influence the origin of the sexual products as well as their development.

Growth of the egg in the *Eudendridae*. It is no longer matter of doubt that the ova arise in these hydroids by differentiation of cells of either one or both the entoderm and ectoderm. It may be in the region of the hydranth or lower in the coenosarc of the stem. When first distinguishable they are slightly larger than the ordinary cells of the surrounding tissue, and differ also in shape, being generally ovoid or spherical and with comparatively conspicuous nuclei. Their form and size generally suffice to distinguish them from the glandular cells often distinguishable in these hydroids, though in their staining reactions they closely resemble the latter. Growth at this period would seem to take place in situ, through the direct nutritive activity of the surrounding tissue cells. In texture the cytoplasm is homogeneous, finely granular and with less staining avidity than the nucleus, which from the first is large, with a prominent nucleolus and with ready affinity for stains of almost any of the commoner sorts. As growth continues the ova become more or less amoeboid, migrating

toward the gonophore region where they seem to aggregate in considerable numbers, the presence of which may act as a stimulus from which results the formation of the gonophore. These organs may arise singly or several may arise in close connection forming clusters, into which the ova readily migrate. Almost immediately following their final position in the gonad a change becomes apparent in the character of the cytoplasm of the egg. It loses its finely granular and homogeneous character and acquires a store of deutoplasm which assumes the form and special characters of yolk spheres.

These first appear about the periphery of the egg and are of large size. As they accumulate by the constant formation of new spheres within the cytoplasm of this region they become massed toward the center of the egg, thus crowding the cytoplasm toward the surface. Indeed it may not be improbable that during this period there may exist more or less active cytoplasmic movements which are effective in the final disposition of the egg contents. This is further suggested by the gradual change of position by the nucleus in the later phases of growth and approaching maturation, as shown in Figs. 5—7. It should not be overlooked however, that the nucleus may possess intrinsic powers of migration in these eggs, as strongly implied in the pseudopodial processes found in many cases, as shown in Fig. 6.

That the yolk spheres arise directly through the cytoplasmic activity of the egg there can hardly be any doubt, tho their substance comes indirectly from the metabolism of the entodermal layers of the gonophores, which with the growth of the egg is gradually reduced in mass till its cellular character is almost or wholly lost.

Various phases in this line of metabolism are easily traced in hydroids with fixed gonophores but it is unnecessary to submit details in this connection.

As these yolk masses increase a change takes place in the character and position of the nucleus. It no longer occupies the center of the egg but migrates toward the periphery, or it may be that the increase of food spheres which aggregate in the center of the egg forces the nucleus into an eccentric position, along with the cytoplasm which likewise becomes more or less peripherally disposed. Change of position is not however the most important which overtakes the nucleus during this period of the growth of the egg. Changes of texture of the nucleus become more or less apparent both in living eggs and in the reactions shown by staining agents.

The nucleoplasm becomes more coarsely granular than before, the nucleolus disintegrates, the nuclear membrane disappears and the nuclear contents seem to dissolve and be distributed throughout the cytoplasm. Whether certain of these changes may not be associated with fertilization may well be probable, tho just how far or in what way I have not been able to determine. The whole problem of fertilization among hydroids with closed gonads similar to those of *Eudendrium* is involved in uncertainty. But however this may be there seems hardly any doubt as to the fact of the dissolution of the nucleus about the time of the full growth of the ovum. That it bears some relation to the fact of fertilization is further suggested by the signs of cleavage which follow soon after these changes have occurred (cf. Figs. 5 and 6).

Coincident with this rapid accumulation of deutoplasm by the ova of *Eudendrium* is the decrease in the size and mass of the entoderm of the surrounding walls of the gonad, a fact which is probably to be interpreted as due to the direct contribution of these tissues to the nutritive metabolism involved. When fully mature the ova of these hydroids is of an orange color and more or less opaque, rendering any critical study of internal changes on the living egg at this time quite difficult or impossible. The abundance of the yolk substance is likewise a barrier of great difficulty to satisfactory fixation and cutting of the eggs as well as subsequent staining and clearing.

Reference to fertilization has already been made incidentally, and little can be added further. So far as I am aware nothing specific is known as to this phenomenon in such hydroids as *Eudendrium*, where the ova are enclosed within sporosacs or gonads with thick walls which at no time have direct communication with the outer or inner surfaces of the animal. In the case of *Hydra* which has been supposed to have its eggs fertilized by sperms penetrating the wall of the ectoderm, this might be possible, where only a thin tissue separated; but with some forms, like the one under consideration, or with *Campanularia* where a chitinous gonangium must prove a serious impediment to such access, the case is quite different. Examination of the living hydroids repeatedly for some evidence as to the process has as often failed absolutely to afford any satisfactive clue.

Similar uncertainty as to the phenomena of maturation of the egg prevails. So far as the *Eudendridae* are concerned nothing is known as to the superficial phenomena, e. g. polar bodies. In many hundreds of eggs sectioned no trace of polar cells could with cer-

tainty be recognized. And it is hardly necessary to suggest that its observation in living eggs is all but impossible. The same is to a certain extent the case with other hydroids of similar character. Even with forms in which the eggs are set free the phenomenon is rarely conspicuous. As I have elsewhere noted, in only a few cases have I identified these cells with certainty in *Pennaria* ova, which are freely discharged before fertilization occurs.

Similar difficulty exists in most cases in reference to the internal features of maturation. This has been already hinted at in a previous paragraph. With *Eudendrium* it is particularly difficult owing the massing of yolk spheres of very opaque nature in the egg, and to the distortion, or apparent disintegration of the nucleus during the growth of the egg. HICKSON has found a similar condition in the growth of the egg of *Distichopora*. Indeed, many of HICKSON's figures would serve to portray with fair accuracy the prevalent condition found in the hydroid just cited. The migration of the nucleus to the periphery of the egg and the amoeboid aspect of the nucleus during this time and its subsequent apparent disintegration and dissipation through the cytoplasm of the egg have seemed to me to be associated with maturation, rather than with fertilization as HICKSON has suggested.

COE (1898), has shown that in *Cerebratulus* maturation of the egg is accompanied with the discharge of no inconsiderable portion of the chromatin and its disintegration and distribution through the egg cytoplasm. Something similar to this apparently occurs in *Eudendrium* and several other hydroids and hydromedusae, perhaps in a considerable number. In these cases however it is not necessary to assume that the chromatin thus dissipated through the cytoplasm finds no further use in nuclear activity, as COE has suggested concerning *Cerebratulus*. Its dissipation is only a phase in the maturation of the egg associated with the dissolution of the nucleus and its probable distribution throughout the cytoplasm.

So far as I have been able to follow the course of maturation phenomena in *Eudendrium* they are substantially as follows:

Following the migration of the nucleus toward the periphery of the egg, as previously intimated, there is complete dissolution of the nuclear membrane, and the total disappearance of the nucleolus, whether as a whole, or by dissolution and dissipation I have not been able to demonstrate certainly, but failure to trace its discharge as a distinct body leads me to infer its fragmentation and gradual dissipation. Fig. 7 shows a final condition of the nucleus, apparently

devoid of all trace of nucleolar substance with but slight trace of chromatin granules. Very soon after this phase the nucleus becomes more and more transparent, completely losing its chromophilous properties, and only rarely being distinguishable in even the thinnest sections.

As intimated above no trace of polar bodies has been found, and I am constrained to the opinion that following their formation soon after the dissolution of the nuclear membrane they are probably resorbed by the cytoplasm, as Harm (1902), has shown in the case of *Clava*, and as in other well known cases.

Early Development.

Observations made upon living material of several species, more particulary *E. ramosum* and *E. capillare*, showed phases of cleavage comparable with Figs. 8—13, drawn under the camera from life of *E. ramosum*. It was indeed possible to follow in some cases the progress of the cleavage, tho not with any considerable detail owing to the opacity of the eggs and the difficulty of orientation, since not only the individual gonophore but a considerable portion of the hydroid colony seemed necessary in order to maintain normal conditions even for a short time. By a comparison of several specimens it was not difficult however to recognize that in surface aspects they bore every semblance of ordinary cleavage phenomena. Upon fixation, however, by whatever reagent employed every trace of cleavage disappeared, and subsequent sectioning failed likewise to afford any internal evidences of definite blastomers or other cleavage characters. It was only after repeated experimentation with every available reagent that I was forced to the conclusion that in all probabilities the surface phenomena were not true cytoplasmic, but yolk-cleavages, comparable with those of Crustacea and Insecta. That they are not however wholly independent of cytoplasmic, or nuclear activity seems more or less evident since sections show the presence of nuclei in various phases of activity, mitotic figures being demonstrable and resting nuclei quite common. These were however, for the most part wholly independent of the yolk, the latter being more or less evident in early stages as pyramidal masses, somewhat similar to yolk-pyramids in Crustacea, as shown in Fig. 15. Again the irregular distribution of nuclei suggests conditions more or less common in insect cleavage. It would seem therefore that we have in the heavily yolk-ladened eggs of the *Eudendridae* cleavage features comparable in many respects with those found among similar eggs in other groups, more evident

and general in Crustacea and Insecta, tho not lacking in others, e. g. Myriopoda and Arachnida, where similar conditions are found.

Briefly summarized the phenomena of early development appear to be somewhat as follows: Upon the maturation and fertilization of the egg, as previously described, and following the apparent dissipation, or perhaps fragmentation of the nucleus, its early reorganization into one or more nuclear centers constitutes the initial impulse of development. With the massing of deutoplasm in the center of the egg the cytoplasm, as already noticed, has been forced into a peripheral layer, tho with something of a reticular network throughout the entire egg. In the nuclear activity and division which now takes place the cytoplasm is but slightly involved, or at any rate no specific divisions occur within its mass giving rise to independent cells, tho cytoplasmic condensations occur in close relation with each nuclear center, as shown in Figs. 24 and 25. Under the stimulus of these associated activities the deutoplasm within the cytoplasmic reticulum becomes also involved and a definite cleavage occurs in a more or less orderly fashion till the entire mass becomes divided in a series of cell-like bodies, or yolk-balls, composed of the primary yolk-spheres, which are of varying size and shape. Within some of these yolk-balls are found resting, nuclear-like bodies, perhaps true nuclei, but in others no such centers are demonstrable. The nuclear character of these is furthermore strongly suggested in that, as will be farther noticed later, they appear to become centres of active metabolism, and indeed of nuclear proliferation.

These superficial aspects of cleavage never appear to go beyond that shown in Fig. 13, including perhaps from thirty, or at most fifty such cells. Internally however the case seems quite otherwise. Following the yolk cleavages and perhaps including also to some extent the cytoplasm as well, a condition obtains wherein the cleavages are for the most part limited to the nuclei, which seem to multiply for a time with great rapidity till a superficial layer is formed about the entire surface of the egg. This layer is not however uniform over the surface till a comparatively late stage. It seems to begin usually at a given area, presumably richer in protoplasm and to gradually extend to the remoter parts. Coincident with the extension of these nuclear bodies, for there are not as yet any evidences of cell boundaries, the egg at this time being in fact a syncytium, and continuing such during the entire period of egg development, over the surface, there has also been an extension between the yolk balls,

among which there has apparently been from the first a coarse, cytoplasmic reticulum as shown in Fig. 21. At certain regions of this reticulum this proliferation of nuclei seems to be more active than elsewhere, as shown in Figs. 17—20 where they form nest-like clusters within which later occurs definite cell organization. Such a nest is shown in Fig. 22.

An examination and comparison of several of the figures cited would seem to indicate something like a migration of the nuclei from place to place, where following later multiplication, they become centers of more or less active metabolism, involving the disintegration of the yolk-masses and their direct transformation into a proteid substance more easily available by the growing cells. By means of various differential staining it was possible to trace in more or less detail the progress of this metabolism which beginning with the peripheral yolk spheres gradually extended toward the center till the entire mass was disintegrated and liquefied. At first these yolk spheres always took a very deep stain with any of the hematoxylins used, with HEIDENHAIN's they became densely black. Following their disintegration the staining properties became much less intense, or wholly different.

Amitosis. It should be remarked in this connection that while in the very early cleavage phases coincident with the yolk cleavage and probably in some way associated therewith as shown in Figs. 24 and 25 there were abundant mitoses, yet in the later stages, particularly those involving the apparent migration of nuclei and their multiplication within the yolk-masses they seem to be conspicuously lacking. The syncytial character of the early embryo has already been referred to. During this period, specially in its earlier history, the nuclei differed greatly both in size and shape. Some were many times larger than others, while adjacent nuclear nests often showed indications of having resulted from the amitotic division of a larger nucleus. Again, many nuclei in their elongated and dum-bell shapes also suggested strongly phases in amitosis, as shown in Fig. 23 *a*, *b*. Another interesting and suggestive fact in this connection is the occurrence of string-like series of nuclei along, or within, threads or strands of the cytoplasmic reticulum, as shown in Fig. 21.

It need hardly be stated that this condition was found under the most varied methods of fixation and staining, both from preparations stained in toto and on the slide, and by subsequent decolorization and the application of an entirely different stain.

While the mere absence of mitotic figures at a certain stage in the development of the egg embryo may not warrant a dogmatic assertion as to amitosis, it would seem that the several series of evidences above cited and the easy demonstration of mitosis at a preceding stage strongly suggest its probability.

But other cases are not wanting which more or less warrant the conclusion that amitosis as a cytologic phenomenon is not restricted to degenerating tissues or cells, tho perhaps better known in such connection, nor yet to the fairly well established facts of spermatogenesis. There seems no longer reason to doubt its occurrence at least in certain phases, in early embryonic development.

The convincing researches of MEVES (1898) and others in spermatogenesis would seem to leave little doubt that the amitosis admittedly occurring here involve the spermatogonia no less than the nutritive, or supporting cells (SERTOLI cells).

Similar observations are not lacking concerning amitosis in oogenesis and in the early history of the embryo. EISIG's (1899) recent paper on the development of the "Capitelliden" affords substantial evidences of amitosis in several stages of early development in these annelids, as did the earlier paper of WISTINGHAUSEN (1891), on the development of *Nereis*.

MEISENHEIMER's recent paper 1902, on the development of the "Pantopoden" shows a condition following the cleavage similar in many respects to that found in *Eudendrium*, in which following a partial invagination resembling gastrulation there is formed apparently by amitotic cell division an "inner cell-mass" from which there are later differentiated the entodermal and mesodermal tissues and organs.

HEATHCOTE (1886) in describing the development of *Julus* gives phases of nuclear origin and migration which likewise seem to have points in common with *Eudendrium*, the nucleus becoming indistinct and apparently dividing amitotically.

HERRICK (1892, development of the Macroura, p. 397) has described a condition in the development of *Alpheus minus*, which likewise has features comparable with those in *Eudendrium*. To quote briefly in his own words. "Division appears to be direct and irregular. At a somewhat later stage the phenomena of the most interest occur. Each product of the first nucleus has developed a swarm of nuclear bodies which seem to arise by fragmentation. These bodies take the form of spherical nuclei in clear masses of protoplasm", and later constitute a considerable portion of the entire egg.

Formation of the Ectoderm.

Attention has already been directed to the migration of nuclei from the midst of the yolk spheres toward the periphery of the egg. Here an indefinitely reticulated ectosarcal layer of cytoplasm early appears and within this layer the nuclei find their places, increasing in numbers, both by the process of migration as well as by free multiplication, till a fairly well distributed series is formed over the entire surface, as shown in Figs. 18—20, tho there are as yet no signs of distinctive cell boundaries or cell individuality. As will be noted from an inspection of the figures just cited, as well as from several others of slightly later stages, this peripheral layer does not at this time constitute a definite ectoderm, lacking the histological characters of a distinctive tissue, as already intimated, or at any rate the distinctive features of true ectoderm. That it does constitute an ectodermal border, or probably, an ectodermal anlage, does not seem in the least doubtful, and may therefore justify the designation of primitive ectoderm. In view of the more or less marked changes which occur in its development the latter might seem upon the whole the more appropriate designation.

It should be noted in this connection that the protoplasm of this layer is in some cases rather granular, in others more reticular, and often in both conspicuously vacuolated. This last feature is more or less evident throughout the entire course of development, becoming more so as the ectoderm assumes final form.

As the nuclei increase in number they come to form a more or less symmetrical series, giving to the layer the aspects of a distinct tissue though as yet without evident cell-boundaries.

In the earlier phases of development the nuclei, as well as the cytoplasm, of the primitive ectoderm differ considerably in size as well as in number and the thickness of the cytoplasmic border. This will be evident from an inspection of the figures just cited. With the progress of development these differences diminish but do not wholly disappear, even in the mature embryo or free-swimming planula, as will be further shown later on, nor is the development of the ectoderm uniform over the entire embryo. It may often be seen to be fairly well differentiated at one pole, usually that destined to become aboral, while it remains for some time indefinite at the opposite pole.

With the approach toward differentiation there occurs a more or less evident cellular change, the cytoplasm concentrating about the nuclei, in cubical blocks, but still without the formation of a cell membrane, which does not appear till sometime later.

Glandular cells. About this stage in the history of the ectoderm there appear certain cellular elements which are destined to form a conspicuous feature of the later development. On the inner border of the now fairly differentiated ectoderm appear large, oval, more or less vacuolated cells with usually prominent nuclei, and with their long axes parallel with the surface of the embryo. Their cellular cytoplasm is definitely reticular with a more or less granular mass about the nucleus, and in many cases the entire cell highly vacuolated. The fact that these vacuoles remain under the varied phases of staining show that they are probably filled during life with watery cell-sap, or thin mucous. They are in all probability glandular cells, supplying possibly during later embryonic development a digestive ferment which contributes toward the further reduction of the yolk masses and their transformation into available proteids. With the growth of the embryo their position tends toward the surface and with the escape of the embryo they have assumed a position more nearly parallel with that of the ordinary ectoderm cells, or with their long axes at right angles to the surface. This would naturally comport with their now changed function as mucous cells which supply the abundant mucous or slime, so characteristic of planulae of nearly all hydromedusae, and particularly of those of the *Eudendridae*. These larvae, while quite free, and swimming for a time near the bottom of the aquaria, always leave a trail of slime, which sometimes in small dishes becomes so abundant as to more or less tangle or enmesh them, and also to render difficult their easy separation individually for transfer or for fixation and preservation.

Figs. 22—30 drawn by aid of the camera will show the several forms and aspects of these cells at various stages of development.

With the release of the planula from the gonophore and during its free-swimming life these cells become relatively more abundant in the aboral region, which is what might be naturally expected as one considers the secretory function necessary during the later larval life in the fixation of the young polyp and the secretion of the perisarc about its base. I have not undertaken to follow their history during the later development of the hydranth, nor of course, in the mature

hydroid. The extended investigations of this last feature by Weismann (1883), Jickeli (1883) and others render such unnecessary.

Interstitial cells. These cells make their appearance about the time of the distinct differentiation of the true ectoderm as very minute nuclei usually located among the basal, or interior ends of the elongated and larger ectoderm cells. They continue small, and of a more or less oval or pyriform shape, with a tendency to form clusters or nests in a given place. Their later history following the liberation of the planula I have not undertaken to follow.

Entoderm Formation.

From the preceding account of the origin and development of the ectoderm it will be at once apparent that the formation of the entoderm must be somewhat different from the process usually involved in this phase of development. Whether in Coelenterates or animals of more complex organization. Certain it is that neither invagination, delamination nor multipolar immigration, is involved in the development of *Eudendrium*. With the proliferation of cells centrally and the migration and further proliferation of certain of these to form the ectoderm, and with the continued proliferation of others till a central undifferentiated mass of nuclei forming a syncytium, occurs nothing comparable with the phenomena involved in the above named processes can be recognized. Furthermore, it is quite evident that up to the time of the escape of the larva no definite entoderm is yet formed at all (cf. Figs. 26—28). This condition continues for some time during the free-swimming life of the larva and it is only with the approach toward metamorphism into the hydranth, that a final differentiation of a definite entoderm takes place, involving only a portion of the internal, syncytial mass, while remnants of yolk, nuclei and cytoplasm are gradually disintegrated, digested and serve as food for the young organism during its final larval life.

I have shown that a similar condition obtains in the development of *Pennaria* (1900). Allen (1900) in describing the development of *Tubularia crocea*, while giving no details as to entoderm development, refers it to Hickson's type of "precocious delamination". A careful review of her figures and a later study of her preparations convinces me that it is extremely doubtful whether any delamination in the true sense occurs here. Indeed I think the same is also true conerning Brauer's account of *T. mesembryanthemum* (1891).

Life History of the Planula.

In general the life hystory of the *Eudendridae* is quite similar to that of other Hydromedusae, only those features which are more or less distinctive will be noticed. In the general shape there is nothing peculiar. When first liberated they are elongate pyriform, becoming much more slender after a few hours or a day of the free-swimming condition. The planula of *Eudendrium* is from the first abundantly ciliated, much more so than that of *Pennaria* or *Clava*. By a curious oversight, which I desire to correct in this connection, the planula of *Eudendrium* which was under observation at the same time with those of *Pennaria*, of both of which drawings were made, that of the former was inserted in the paper on the latter, fig. 7, tab. 1, to which reference may be made instead of its reinsertion in the present.

The free swimming period is comparatively brief, rarely exceeding two or three days, usually less. At first the movements are relatively rapid, particularly when compared with those of *Pennaria* which are quite slow. A point of considerable interest in this connection is that of the heliotropism of the planulae. This is specially marked during the first few hours following their escape from the gonophores. Their liberation seems to be chiefly during early midday from colonies brought into the laboratory during the morning. In those collected during the late afternoon very few planulae were set free. When liberated from large colonies at the height of the breeding season their numbers were large and they promptly swam directly toward the strongest light with great uniformity. By interposing a dark screen between this source of light and allowing another from the opposite side to operate upon the aquarium, there was an almost instantaneous response, the entire number almost without exception facing directly about, like a body of soldiers at command, and moving without deviation in the opposite direction, that is, toward the second source of light. The experiments were so varied and repeated as to leave no shadow of doubt concerning the general fact of the postively heliotropic character of these larvae. It rapidly declines, however, during later life, tho still persists even in the hydroids themselves as numerous experiments by LOEB and others have shown.

Abnormalities. Of these I have found comparatively few, most conspicuous among which is that of the bifurcation of the planula at the (usually) oral end. This feature was quite common in the

planulae of *Pennaria*, where it is described and figured, so that no special account of the phenomenon is necessary here, since it seems to be quite similar if not identical in the two. Sections of such planulae show that the bifurcation involves both ectoderm and entoderm and gastric cavity as well.

The fixation of the planula and development of the hydranth usually occurs within two or three days, tho it is sometimes, in specimens reared in small aquaria, considerably defered. As the period of fixation approaches the larval movement become less active, indeed rather sluggish; heliotropism largely disappears, or becomes negative in character. Finally the planula settled upon its broader, or oboral pole, fixes itself by a slimy secretion upon the bottom of the aquarium, or some fragment of sea-weed, or other support and finally ensheaths itself wholly within a delicate perisarc, which, like that of *Pennaria*, and probably most hydroid planulae, is so very delicate and transparent as often to escape notice. Then ensues a period of several hours, probably twelve to twenty-four, of quiescence, during which final metamorphosis into the young hydroid occurs. Excellent figures of these phases are given in Allman's Gymnoblastic Hydroids, tab. 13, figs. 11—16. With the budding of the tentacles the young hydranth ruptures or dissolves, the terminal perisarc obtrudes itself, expands its tentacles, having in the meantime acquired a mouth, and begins the serious struggle for existence.

Naples, June 23, 1903.

Literature.

Allen, C. M., The development of Tubularia crocea, in: Biol. Bull., V. 1, 1900.

Allman, J. G., A Monograph of the Gymnoblastic Hydroids, London, 1871.

Brauer, A., Ueber die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum, in: Z. wiss. Zool., V. 52, 1891.

Cavolini, J., Memorie per servire alla storia de' Polipi marini, Napoli 1785.

Coe, W. R., Maturation and early development of Cerebratulus, in: Zool. Jahrb., V. 12, Anat., 1898.

Eisig, Hugo, Die Entwicklung der Capitelliden, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 13, 1899.
Hargitt, C. W., Origin of sex-cells in Eudendrium, in: Proc. Amer. Assoc. Advancem. Sc., 1889.
—, Early development of Pennaria, in: Amer. Naturalist, 1900.
Harm, K., Die Entwicklungsgeschichte von Clava squamata, in: Z. wiss. Zool., V. 73, 1902.
Heathcote, F. G., The development of Julus terrestris, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 26, 1886.
Herrick, F. H, Development of the Macroura, Washington, 1892.
Hertwig, O. u. R., Der Organismus der Medusen, Jena 1878.
Henking, H., Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung, in: Z. wiss. Zool., V. 46, 1888.
—, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten, ibid., V. 54, 1892.
Hickson, S. J., The early development of Distichopora violacea, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 35, 1893.
Ishikawa, C., Ueber die Abstammung der männlichen Geschlechtszellen bei Eudendrium racemosum, in: Z. wiss. Zool., V. 45, 1887.
Jickeli, C. F., Der Bau der Hydropolypen, in: Morph. Jahrb., V. 8, 1883.
Kleinenberg, N., Ueber die Entstehung der Eier bei Eudendrium, in: Z. wiss. Zool., V. 35, 1881.
Lillie, F. R., Adaptation in cleavage, in: Biol. Lect., Boston, 1899.
Kingsley, J. S., The Embryology of Limulus, in: J. Morphol., V. 7, 1892.
Metschnikoff, E., Embryologische Studien an Medusen, Wien, 1886.
Meves, F., Zelltheilung, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 8, 1898.
Meisenheimer, J., Entwicklung der Pantopoden, in: Z. wiss. Zool., V. 72, 1902.
Van Beneden, P. J., Recherches sur l'Embryogénie des Tubulaires, 1843.
v. Wistinghausen, C., Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 10, 1891.
Weismann, A., Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, Jena 1883, in: Biol. Ctrbl., V. 4, 1885.
Ziegler, E., Experimentelle Studien über die Zelltheilung, in: Arch. Entw.-Mech., V. 7, 1898.

Explanation of the Figures.

Plate 14.

Fig. 1. Long-section of stem of *Eudendrium racemosum*. *O* eggs in various stages of growth. *Gc* glandular cells.

Fig. 2. Long-section of stem of *Eudendrium dispar* Ag. *O* eggs.

Fig. 3. Cross-section of stem of *Eudendrium tenue* Ag. *O* eggs.

Fig. 4. Long-section of stem of *Eudendrium ramosum*. *Gc* glandular cells, *ec* ectoderm, *en* entoderm, *o* eggs.

Fig. 5. Section of gonophore of *E. ramosum* with contained egg, showing the yolk spheres *ys*, nucleus, *N*, with wrinkled outline.

Fig. 6. Section of gonophore showing nucleus in process of migration and apparently devoid of nuclear membrane.

Fig. 7. Margin of egg in section, showing aggregation of cytoplasm about the disintegrating nucleus.

Fig. 8—13. Various stages in superficial cleavage of eggs. Figs. 8—11 sketches of a single eggs within an interval of half an hour. *G.p* outline of gonophore.

Plate 15.

Fig. 14. Cross-section of egg within gonophore, showing three nuclei near periphery.

Fig. 15. Section of egg showing yolk balls, and irregularly disposed nuclei *N*, *N'* position of nuclei in next section of the series. About 300: 1.

Fig. 16. Section of egg which has passed all phases of surface cleavage, showing superficial aspects of nuclei, together with others within the yolk masses. 250 : 1.

Fig. 17. Section of egg in stage similar to preceding.

Fig. 18. Section of egg somewhat further advanced, showing primitive ectoderm *ec*, and nests of nuclei *Nc*, together vacuolated condition of superficial cytoplasm.

Fig. 19. Section of egg at about same stage as preceding, showing something of the cytoplasmic reticulum *Rt*, at several points.

Fig. 20. Somewhat different aspects of similar stage in another egg.

Fig. 21. Partial section, showing in more detail the cytoplasmic reticulum, and chains of nuclei. 520 : 1.

Fig. 22. A. portion of section, showing a nest of nuclei with in a yolk-ball. B. a single nucleus fully organized, from same section. About 1000 : 1.

Fig. 23. Two nuclei *a* and *b*, in amitotic division.

Fig. 24. Cell in mitotic division.

Fig. 25. Several cells from same section in mitotic division.

Plate 16.

Fig. 26. Section of an eggs showing fully developed ectoderm at *Ect* and only partially developed at opposite pole. Glandular cells at *G. c.* No signs as yet of entoderm-formation. 300 : 1.

Fig. 27. Portion of ectoderm more highly magnified and showing cytologic character of the gland-cells *G. c*, lower with apparently two nuclei.

Fig. 28. Portion of section showing aspects of the embryonic development shortly before the escape of the planula. The vacuolated condition of the ectoderm at this time is very conspicuous.

Fig. 29. Two of ectodermal gland cells highly magnified.

Fig. 30. Aspects of ectoderm at about time of escape of the planula.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Kenntniss des Genitalapparats der Trichopteren.

Von

Hermann Stitz in Berlin.

Hierzu Tafel 17—19.

Als ich mich vor einiger Zeit mit dem Bau des Genitalapparats von Mikrolepidopteren beschäftigte, hatte ich die Absicht, vergleichsweise dieselben Organe der Trichopteren zu untersuchen. Inzwischen ist eine Arbeit von ZANDER (7) über die männlichen Genitalanhänge dieser Gruppe erschienen, in welcher auch manches über den Bau der innern Geschlechtsorgane mitgetheilt ist. In Folgendem sind daher nur solche Beobachtungen an dem männlichen Apparat einiger Arten berücksichtigt, die in der Arbeit von ZANDER nicht enthalten sind.

Männlicher Genitalapparat.

1. *Limnophilus bipunctatus* CT.

Die beiden Hoden von *Limnophilus bipunctatus* liegen im 6. oder an der Grenze des vorhergehenden Abdominalsegments, und zwar gewöhnlich nicht in gleicher Höhe innerhalb des Abdomens, sondern der eine ist meist etwas nach unten, der andere nach oben vom Darmcanal verschoben. Jeder Hoden setzt sich aus 5 Follikeln zusammen. Diese werden von einer gemeinsamen Fettkörperschicht eingeschlossen, die sich in Gestalt einer dicken Rinde von dem umgebenden Fettkörpergewebe deutlich abhebt (Taf. 17, Fig. 5 a). Mit den Hüllen der Fettkörperzellen in Verbindung steht die dünne, durch platte Kerne ausgezeichnete Umhüllung des Hodens.

Die von den einzelnen Follikeln ausgehenden, ganz kurzen Ausführungsgänge, die man als Vasa efferentia bezeichnen kann, vereinigen sich in Gestalt eines kleinen, gefalteten Trichters zu einem verhältnissmässig dünnen Vas deferens (Taf. 17, Fig. 5 b). Sein Querschnitt zeigt eine starke Wand mit rundlichen, an der Aussenseite liegenden

Kernen und ein enges, zusammengedrücktes Lumen ohne Längsfalten. In dieser Gestalt zieht das Vas deferens, zunächst ein wenig stärker, dann wieder schwächer werdend, bis zum 8. Abdominalsegment. Innerhalb desselben bildet es eine Schleife, wobei es dicker wird und in seiner Wandung cylindrische, zugespitzte Kerne erhält (Taf. 17, Fig. 5 c). Dieses Canalstück geht allmählich in ein anderes über, dessen charakteristischen Längsschnitt Taf. 17, Fig. 5 d zeigt. Seine Zellenkerne sind cylindrisch. Das Plasma springt gezackt und Buchten bildend in das Lumen des Ganges vor. Nach kurzem Verlauf verengt sich dieser Theil plötzlich sehr stark und geht in einen äusserst dünnen Gang mit runden Kernen über.

Durch diese engen Ausgangsröhren münden die Vasa deferentia jederseits in einen Drüsenschlauch, der sich im ganzen Abdomen durch eine starke Entwicklung bemerkbar macht und an Dicke alle andern Canäle des Genitalsystems übertrifft (Taf. 17, Fig. 5 e). Der Ursprung desselben liegt im 5. oder 6. Segment, von wo aus er sich bis zum Penisgrund hinzieht. Sein Querschnitt zeigt eine dicke Wandung mit gedrungen cylindrischen Kernen und schwach zackige, theilweise mit Bläschen durchsetzte Gestalt seiner Innenwand, welche in unregelmässig auftretenden Querfalten vorspringt. Am Penisgrund biegt dieses weite Rohr dorsalwärts um, dabei ziemlich schnell enger werdend, aber in der Form seiner Kerne und der äussern Erscheinung seines Plasmas sich wenig verändernd; erstere sind nur mehr abgerundet, und die Wand ist bedeutend dicker geworden. In solcher Gestalt zieht dieser verengte Theil unter Schleifenbildung aus dem 9. Segment zurück in das 7. und nimmt hier das oben erwähnte enge Mündungsstück des Vas deferens auf.

Hinter dieser Stelle gehen die eben beschriebenen Drüsenschläuche noch eine kurze Strecke weiter. Beide Schläuche legen sich dann, wie auch die schematische Zeichnung erkennen lässt, dicht an einander und sind kurz vor ihrer Vereinigung auch von einer gemeinsamen Bindegewebshülle umgeben. Die Kerne in ihrer Wand sind allmählich kurz cylindrisch geworden. Im 7. Segment verschmelzen beide Gänge ganz mit einander. Der entstehende unpaare Drüsenschlauch (Taf. 17, Fig. 5 f) besitzt ein weites Lumen, das in seinem Verlauf nach dem Ductus ejaculatorius zu enger wird und innen Längsfalten erhält. Die Kerne sind im ganzen Verlauf kommaförmig, mit durch einander geschobenen, zugespitzten Enden.

Ungefähr am Grunde des 8. Segments schliesst sich der unpaare Canal dem Ductus ejaculatorius an. Von dieser Stelle ab, die sich

durch eine Einschnürung kenntlich macht, ist die Innenwand des Ductus in Längsfalten gelegt, die aber in seinem weitern Verlauf verstreichen, so dass ungefähr die zweite Hälfte des Ganges innen glatt ist. Seine innere Auskleidung ist eine starke Lage farblosen Chitins, unter welcher eine Zellenschicht mit cylindrischen Kernen liegt. Den ganzen Ductus umgiebt eine Lage von Ringmuskeln, die in seinem mittlern Theil am stärksten entwickelt ist und nach dem Penisgrund hin dünner wird. Einen Querschnitt des Ductus ejaculatorius stellt Taf. 17, Fig. 5 g dar.

Der Penis liegt in einer Einstülpung des 9. Segments und ist an seiner Basis, die sich am Grunde desselben Körperabschnitts befindet, offen. Die Chitinlamelle, von welcher die Einstülpung ausgekleidet wird, liegt über einer Schicht grösserer cubischer Hypodermiszellen (Taf. 18, Fig. 15 a). Die Theilungsstellen an der Basis (bei b) scheinen auf eine Entstehung des Penissackes aus zwei Lamellen hinzuweisen. Innerhalb dieser Einstülpung liegt der Peniskörper, diese nur zum Theil ausfüllend. Er bildet an seinem Grunde auf der Dorsalseite drei grosse Falten (schemat. Querschnitt Taf. 18, Fig. 16). Die eine unpaare bei *f* liegt median und schlägt sich dicht über der Basis des Penis, wo sie am stärksten entwickelt ist, beiderseits ventralwärts um, fast den ganzen Körper des Penis umgebend. Die beiden andern, unpaaren Falten (*f'*) liegen einwärts von ersterer. Alle drei Gebilde werden nach aussen hin kleiner. Die grosse, unpaare Falte verschwindet hinter dem ersten Drittel des Penis. Die beiden lateralen gehen als kegelförmige Gebilde bis vor seinem Ende neben ihm her (Taf. 18, Fig. 17 u. 18 im schematischen Querschnitt). Gestalt und Verbindung dieser Theile mit dem eigentlichen Peniskörper sind ausserdem an dem Längsschnitt Taf. 18. Fig. 15 bei *f* zu ersehen. Nach dem Verschwinden dieser Falten wird der Peniskörper dünn, zeigt nur geringe Lappenbildung, am deutlichsten eine niedrige Ringfalte (Fig. 15 *r*), aber eine grosse Zahl kleiner Falten vor seiner Mündung, wie der Querschnitt Fig. 19 erkennen lässt.

Wie bereits erwähnt, mündet der Ductus ejaculatorius unter allmählichem Verlust seiner Ringmusculatur in den basalen Theil des Penis ein und geht in die Penisröhre über, dabei einige Windungen bildend. Diese verschwinden bald, und der Canal verläuft nun in gerader Richtung bis zur Mündung, dabei enger werdend. Gleichzeitig verdünnt sich die ihn auskleidende Chitinlamelle, und die darunter liegenden Kerne werden entsprechend kleiner. Wenige Längsmuskelfasern begleiten die erste Hälfte des gerade verlaufenden Canals, wie

an dem Längsschnitt Fig. 15 bei *Lm* zu sehen ist. Seine Nerven erhält das Organ vom letzten der 5 Abdominalganglien, welches im 7. Segment an der Grenze des vorhergehenden liegt und ein doppeltes ist (Schema Taf. 17, Fig. 5 im drittletzten Segment). Von diesen beiden Ganglienpaaren ist das vordere stets kleiner, das letzte immer grösser als alle übrigen Abdominalganglien. Von dem letzten grossen gehen jederseits 2 Nervenäste aus, einer dorsalwärts, der andere ventralwärts. Der Dorsalast giebt an den Grund des Penis, der ausserdem hier von zahlreichen Tracheen umsponnen ist, Zweige ab und geht weit in das 9. Segment, dicht über dem Penissack entlang (Taf. 18, Fig. 15 *N'*). Der ventrale Ast (*N*) sendet ebenfalls Zweige zum Penisgrund und verläuft in ähnlicher Weise auf der Ventralseite.

Zur Darstellung der Aussenmusculatur dienen ausser dem Längsschnitt Taf. 18, Fig. 15 die schematischen Querschnitte Fig. 16—18. Wie diese zeigen, liegen am basalen Theil des Penissackes zwei hier im Querschnitt gezeichnete Muskellagen (Fig. 16 *Bm*), die ventralwärts ziemlich nahe an die Mittellinie gehen, dorsal den grössten Theil des erstern frei lassen. Aus jeder dieser Muskellagen entstehen nach dem Ausgang des Penissackes hin zwei Muskelzüge, so dass ersterer also von vier solchen begleitet wird. Das dorsal gelegene Paar verlässt gleich nach seiner Abzweigung den Penissack und geht in schräger Richtung jederseits zu einer starken Chitinplatte, welche hier von der Einstülpung des 9. Segments gebildet wird (Fig. 17 *Bm'*). Die beiden ventralen Muskelzüge (*Bm''*) gehen erst noch eine Strecke am Penissack entlang und setzen sich dann an den ventralen Theil der erwähnten Chitinplatte. Von letzterer geht an dieser Stelle noch ein Muskelpaar aus, das zum Ende des Penissackes geht. Der Verlauf dieser Faserzüge ist in die Zeichnung des Längsschnittes des Penis (Fig. 15) eingetragen.

2. *Limnophilus vittatus* F.

Diese Art, welche zum Vergleich untersucht wurde, zeigt naturgemäss dieselben Verhältnisse im Genitalapparat wie die soeben beschriebene. Nur Folgendes ist hervorzuheben.

Die Vasa deferentia besitzen in ihrer ersten Schleife stärkere Wandung mit stärkern Kernen. Den Uebergang ihrer Verengung zu dem weitern Theil des Vas deferens stellt Taf. 17, Fig. 5 d' im Längsschnitt dar.

Bei *L. bipunctatus* wurde hervorgehoben, dass in dem paarigen Drüsenapparat (Taf. 17, Fig. 5 e) der weite, sackartige, aus cylin-

drischen Zellen bestehende Theil allmählich in einen dünnern mit engem Lumen, aber stärkern Wänden und mehr abgerundeten Zellen übergeht. Beide Stücke sind bei *L. vittatus* durch eine ziemlich deutliche Einschnürung von einander unterschieden. Hinter dieser Stelle nach aussen hin werden die Kerne in der Wandung runder, dann kleiner und zuletzt gleichsam punktförmig, während die Zellen selbst schlank cylindrisch sind (Taf. 17, Fig. 5 e' und e").

Eigenartig ist das blinde Ende des sackartigen Anhangstheils gebaut. Der Längsschnitt Taf. 17, Fig. 5 h zeigt, dass hier nicht eine Wand aus unmittelbar an einander grenzenden Zellen den Drüsenschlauch abschliesst, sondern die äussere Hülle, welche innen von vereinzelten Zellen belegt ist.

3. *Phryganea striata* L.

Die beiden Hoden dieser Art liegen im Dorsaltheil des 5. Abdominalsegments, aber nicht neben einander, dicht zu beiden Seiten der Mittellinie des Körpers, sondern weit aus einander an die lateralen Wände gerückt. Ein jeder Hoden besteht aus 4 länglichen Follikeln, welche dicht zusammen liegen, vom Fettkörper eingeschlossen und von einem Tracheennetz umsponnen werden. An jeden Follikel (Taf. 17, Fig. 1 *a*) setzt sich mit breitem Calyx ein Vas efferens an (b), und alle vier vereinigen sich jederseits unter dem Hoden zu einem Vas deferens, dessen Wand ebenso wie die der erstern nicht dick ist und kuglige, granulirte Kerne zeigt, die fast die Stärke der Wand besitzen. Den Uebergang der Tunica propria eines Hodenfollikels in die des ausführenden Canals zeigt Fig. 1 bei a. Bis hierher liegen darin rundliche Anhäufungen eines röthlichen Pigments, das, wie die Haut selber, von Kalilauge nicht zerstört wird.

Die Vasa deferentia lassen mehrere Abschnitte erkennen, welche, wenn auch nicht durch Einschnürungen von einander getrennt, histologisch deutlich von einander zu unterscheiden sind. Sie steigen in ihrem Verlauf in ziemlich gerader Richtung in das ventrale Abdomen hinab, erweitern sich dabei wenig, wobei der Querschnitt ihres Lumens etwas kantig wird, während die Kerne dieselbe Form wie vorher beibehalten (Fig. 1 c). Ein sich anschliessender kurzer Theil hat äusserlich dieselbe Stärke, besitzt aber eine dickere Wand und folglich ein kleineres Lumen. In dieser Gestalt geht das Vas deferens in ein Knäuel kleiner Schleifen über und zieht sich dann weiter nach hinten, um an der Ventralseite einen Abschnitt zu bilden, dessen Querschnitt Fig. 1 d zeigt. Seine Wand ist verhältnissmässig dünn und besteht

aus cubischen Zellen mit kugligen Kernen. Während dieser Canal breiter wird, wird auch seine Wand dicker; die Kerne bleiben an der Basis der Zellen und werden nach dem Ausgang hin mit diesen immer mehr cylindrisch. Die charakteristische Form des Secrets (nach Alkoholbehandlung) in Form von Prismen und deren Bruchstücken zeigt auch Fig. 1 d. — Das sich nun anschliessende Rohr ist etwas enger und zeichnet sich durch seine auffallende Länge aus, indem es jederseits, weit ab von der Körpermittellinie bleibend, in vielen Windungen, von denen das Schema Fig. 1 in der Umgegend von e die charakteristischsten wiedergiebt, bis in das 8. Segment geht. Während die starke Wandung dieses Theils zuerst aus schmalen, cylindrischen Zellen mit in deren äusserm Drittel gelegenen, gestreckt eiförmigen Kernen besteht (Querschnitt e), werden diese Zellen nach dem Ausgang des Canals hin breiter und cubisch mit sich entsprechend verändernden Kernen. Während dieser letzte Theil des einen Vas deferens ventral verläuft, umschlingen die Schleifen desjenigen der andern Körperseite oft, indem sie dorsal liegen, den stark entwickelten Sack der Anhangsdrüse bei f.

Die Endstücke der Vasa deferentia münden in je einen Drüsenapparat, der ganz lateral gelegen ist und dessen charakteristische Gestalt das Schema Fig. 1 mit den dazu gehörigen Längsschnitten wiedergiebt. Er beginnt mit einem ziemlich grossen Sack mit dünner Wandung und platten, auf Schnitten strichförmig aussehenden Kernen, die sich aber nach dem Uebergang dieses Sackes in den sich anschliessenden engern Theil mit ihrer Wand verdicken. Letzterer ist ein etwas zusammengedrückter, dabei ziemlich breiter Schlauch, dessen Lumen sich hinter dem in der Zeichnung oben liegenden Knie vergrössert. In dem sich anschliessenden Schenkel verstärkt sich die Wand mit ihren Kernen immer mehr, und an der Einmündungsstelle des Vas deferens und des ausführenden paarigen Drüsenschlauches sind die Kerne gross und rund geworden. — Eigenartig für das knieförmig abgebogene Stück und die sich daran schliessenden Theile der Wand ist die Gestalt der Zellen, die von Strecke zu Strecke in Form langer Spitzen schlank pyramidenförmig in das Drüsenlumen vorspringen, wie der Längsschnitt g in schwächerer und stärkerer Vergrösserung zeigt. — Der ganze Anhangsdrüsenapparat lässt also deutlich 3 Teile unterscheiden: einen Drüsensack aus platten Zellen, ein knieförmig abgebogenes Anschlusstück mit den pyramidenförmigen Zellen und ein Ausgangsstück.

Auf der Ventralseite im Grenzgebiet des 8. zum 9. Abdominalsegment geht nun jede Anhangsdrüse in einen stark entwickelten Schlauch (Taf. 17, Fig. 3) über, wobei die in ihrem Mündungstheil liegenden Kerne kuglig, dann mehr cylindrisch, endlich wieder kuglig und klein werden. Der Anschluss ist an einer Einschnürung kenntlich (Fig. 3*), wo die Umrisse der Anhangsdrüse punktirt sind. Diese paarigen Drüsen sind dicke Röhren, die in ihrer Hauptrichtung zuerst nach vorn bis ins 6. Segment, dann wieder nach hinten in das 8. und abermals zurück ins 6. Segment gehen, wo sie sich ventral einander nähern und bis zu ihrer Vereinigung dicht neben einander her laufen. Man kann demnach an den paarigen Ausführungsgängen 3 Schenkel verfolgen. Ihre Wand besteht aus schmalen, cylindrischen Zellen (Taf. 17, Fig. 3 a), deren Spitzen ein nur enges Lumen einschliessen. Die Kerne sind gerundet, oft ganz flach und liegen dicht an der Basis. Stärkere Vergrösserung, besonders von mit Methylenblau gefärbten Präparaten, lässt den Plasmaleib der einzelnen Zellen durch blaue Umrisse scharf abgegrenzt erscheinen und zeigt ausserdem noch eine feine, schaumartige Structur desselben, wie Fig. 3 bei a' erkennen lässt. Ungefähr über dem grossen Genitalganglion gehen die erwähnten Röhren in je einen kurzen Canal *c* über, und dieser wiederum wird zu einem sich stark verengenden, ganz kurzen Theil, der im Querschnitt so aussieht, als hätten sich die Zellen aus einem Theil der Wandung losgelöst und als wäre letztere defect. Zufällig ist diese Bildung (etwa durch die Conservirung) nicht entstanden, da sie sich bei allen untersuchten Exemplaren in beiden Canälen an derselben Stelle fand. (Es ist ungefähr ein ähnliches Verhalten, wie es sich am Ende der Anhangsdrüse von *Limnophilus vittatus*, Taf. 17, Fig. 5 *h*, findet.) Im Anschluss an diese Abschnitte wird die Wandung wieder vollständig, und in dieser Form mündet das Schlauchpaar in den sich anschliessenden unpaaren Drüsencanal (Taf. 17, Fig. 2).

Die Mündung liegt über dem Genitalganglion und führt in einen kurzen Abschnitt *b*, in dessen starker Wandung sich länglich eiförmige Kerne befinden, die stellenweise schlank cylindrisch und zugespitzt sind. Vermittels einer Einschnürung setzt sich an dieses Rohr ein längeres und stark gewundenes mit etwas dünnerer Wandung, aber von grösserm Umfang (*a*), dessen Querschnitt eiförmige Kerne zeigt, die ziemlich dicht neben einander liegen. Ein drittes, ganz kurzes Canalstück, das histologisch beinahe wie das erste dieses unpaaren Drüsensystems aussieht, nur etwas schlankere Kerne besitzt, vermittelt

den Zusammenhang mit dem Ductus ejaculatorius. An der Mündungsstelle ist wieder eine Einschnürung und starke Verwerfung der Zellkerne zu beobachten.

Der Ductus ejaculatorius (*c*), dessen enges Lumen keinerlei Faltung zeigt und dessen Bau von dem anderer Formen nicht abweicht, wendet sich von der erwähnten Mündungsstelle aus eine kurze Strecke zurück bis in die Gegend des Genitalganglions, biegt dann scharf nach unten und hinten um und verläuft in fast gerader Richtung bis kurz vor seinem Uebergang in den Penis, wo er sich nach oben wendet und in schräger Richtung in dessen Chitinrohr hineingeht.

Der Penis, von dem Taf. 18, Fig. 19 einen etwas lateral geführten Längsschnitt zeigt, liegt mit seinem Grund im 8. Abdominalsegment. Er wird auf der Dorsalseite vom Analsegment umgeben, von demselben durch eine schmale Spalte getrennt. Die ventrale Fläche ist frei. Der sich unmittelbar an den Ductus ejaculatorius anschliessende, noch ganz im Abdomen liegende Theil des Rohres ist gebogen, mit dorsalwärts gerichteter Convexität. Nach dem Ende hin wird der Penis gerader. Seine starke, gelbe Chitinwandung geht an der Basis in die des Analsegments über, mit dieser verschmelzend. Hinter dieser Stelle bildet sie jederseits eine in das Innere des Penis ragende, niedrige Leiste (*C*). Die Dorsalfläche des Penisrohrs ist aussen glatt und erst in ihrem letzten Viertel vor der Mündung wellig und höckerig. Auch die Ventralseite ist glatt, zeigt aber im ersten Drittel jederseits einen starken, spitzen Chitinzahn (*D*), der einer entsprechenden Bildung der gegenüberliegenden Theile des Segments entspricht (Querschnitt Fig. 11 d und d'). Die ganze Ventralwand ist, besonders unterhalb der Penismündung, wie der Längsschnitt zeigt, dick und um die Mündung herum wulstartig. Sie besitzt auch grössere Kerne, die in mehr oder weniger wellenartiger Anordnung in der Hypodermis liegen, während die Kerne der übrigen Theile der innern Wand kleiner sind. Die Mündung des Penis überragt eine Art Deckel (*O*), der in seinem medianen Theil voll und aussen glatt ist, lateral aber jederseits eine Einbuchtung (*J*) bildet, welche Falten und kleine Buchten zeigt. Der Deckel lässt die Mündung des Peniscanals ventralwärts offen.

Das Innere des Penisrohrs ist in seinem Basaltheil von der unmittelbaren Fortsetzung des Ductus ejaculatorius (*De*) ausgefüllt. Wo letzterer eintritt, umgiebt ihn dieselbe Ringmusculatur wie ausserhalb, und sein Querschnitt zeigt ein enges, rundes Lumen. Dieses erweitert sich dann etwas, und der Canal bildet nun eine ungefähr S-förmige

Schleife, deren Schenkel jedoch nicht so genau in einer Ebene liegen, wie es der Längsschnitt zur Darstellung dieses Verhaltens etwas schematisirt zeigt (vergl. Querschnitt Fig. 10). Der letzte, dorsal liegende Schenkel besitzt einen verstärkten Innenbelag von gelbbraunem Chitin, an dem sich deutlich 2 Schichten unterscheiden lassen, von welchen die unmittelbar unter der Hypodermis liegende radial gestreift aussieht. Die Hypodermiskerne sind eiförmig und grösser als die in den andern Theilen des Canals, der sich allmählich erweitert, wobei der erwähnte braune Chitinbelag wieder in einen farblosen übergeht. Gleichzeitig werden viele, dicht neben einander liegende Buchten und Lappen gebildet, deren Rand zart gekräuselt erscheint. Denselben Bau hat die schliesslich entstehende geräumige Mündung (Querschnitte Fig. 11—13 *Pk*), in welche hinein noch grössere Lappen mit secundären Bildungen dieser Art ragen (Längsschnitt). In diesem Theil des Penislumens fallen wieder zwei Stellen auf, die durch einen verstärkten Belag von braungelbem Chitin ausgezeichnet sind. Zunächst zeigt der Längsschnitt bei *a* eine solche mit flachen, niedrigen Zähnchen, die nach kurzem Verlauf in Gestalt eines an der Oberfläche ebenso aussehenden Knopfes endet. Die andere Stelle liegt im Längsschnitt bei *b*. Sie ist glatt und tritt, wie der Querschnitt Fig. 12 bei *b* erkennen lässt, paarig auf. Diese Chitinverstärkungen heben sich sämmtlich sehr deutlich an Macerationspräparaten des Penis mit Kalilauge hervor. Ihre Wand lässt überall 3 Schichten erkennen: eine äussere, braune, die sich (mit Hämatoxylin) nicht färbt; diese geht in eine darunter liegende, farblose über, die den Farbstoff in geringem Grade annimmt, und darunter liegt die Hypodermis.

Die Innenmusculatur des Penis ist, wie erwähnt, zunächst die Fortsetzung der Ringmusculatur des Ductus ejaculatorius. Wo diese aufhört, sieht man von der Dorsalseite des Rohres Längsmuskelfasern (*Lm*) ausgehen, die sich nach hinten und etwas nach unten wenden und den Peniscanal in diesem Theil der Röhre umgeben. Sie inseriren an den Lappengebilden am Grunde der wulstartigen Ventralwand. Ueber dem Ursprung dieser Fasern ist im Dorsaltheil der Penisröhre ein transversales Faserbündel (*Tm*) ausgespannt, das aber nicht sehr stark ist.

Die Aussenmusculatur lässt dorsal über der Eintrittsstelle des Ductus ejaculatorius jederseits am Penisrohr zwei Muskelzüge erkennen, deren Ursprung seitlich an der Einstülpungsstelle des 8. Segments liegt. Wo der Chitincylinder des Organs hinter dem Eintritt des Ductus ejaculatoris rings geschlossen ist, treten an seiner Ventralseite

zwei in der Mittellinie dicht bei einander liegende Faserzüge auf, die sich bald trennen, nach den Seiten rücken, dabei aber zunächst am Penis liegen bleibend, und allmählich zu den zu Anfang erwähnten, schräg verlaufenden Bündeln gehen. Beide verlaufen dann lateral, ohne sich zu vereinigen, zu den an der Körperwand liegenden Intersegmentalmuskeln.

4. *Molanna angustata* Ct.

Der Hoden einer jeden Körperseite besteht aus 4 Follikeln, an welche sich je ein Vas efferens mit breitem Kelch anschliesst. Alle 4 sind nur sehr kurz und vereinigen sich zu einem Vas deferens, dessen Verlauf das Schema Taf. 18, Fig. 7 wiedergiebt. Die Wandung desselben ist zunächst noch dünn, wie die eines Vas efferens, mit platten, abgerundeten Kernen (Taf. 18, Fig. 7 a linke Wand), wird dann stärker, wobei sich auch die basalwärts liegenden Kerne vergrössern, die beim Färben verhältnissmässig hell bleiben, und besitzt an der Innenwand Vacuolen (derselbe Querschnitt in der rechten Wand). Dann bildet das Vas deferens ein zurückgebogenes Knie, und seine Wand gewinnt, nach abermaliger Biegung, allmählich das Aussehen des Querschnitts b, indem die Zellen selbst vacuolenartig und rund werden und bei der Färbung ziemlich hell bleiben, während ihre unregelmässig cubischen Kerne theils in der Mitte, theils an der Basis der Zellen oder an deren Seitenwand gedrängt liegen. Der anschliessende Theil des Vas deferens bildet mehrere charakteristische Schleifen. Er besteht (Schema bei c und der dazu gehörige Querschnitt) aus Zellen, deren äusserer Theil sich dunkel färbt, während der innere das Lumen umgrenzende aus einer körnigen, stark lichtbrechenden Substanz besteht und hell bleibt. Von einem solchen Secret wird auch der Canal innen ausgefüllt. Die unregelmässig cubischen Kerne liegen an der Innengrenze der dunklen Aussenzone, haben undeutliche Grenzen und färben sich ziemlich intensiv. Weiter nach hinten zu wird nun das Vas deferens immer dünner und enger, bis sein Querschnitt im Verhältniss zu dem der andern Theile die in Fig. 7 d dargestellte Grösse erreicht hat. Das Plasma der dicken Wand dieses engen Ganges (bei d' stärker vergrössert) zeigt, besonders nach dem Lumen desselben hin, undeutliche, kleine Vacuolen. Die eiförmigen, mitunter etwas zugespitzten Kerne sind scharf umgrenzt und zeigen keine Granulation, wie solche in Gestalt ganz feiner Körnchen in den Zellkernen der vorhergehenden Abschnitte des Vas deferens zu sehen sind. Sie sehen vielmehr wie polirt aus. Dieser enge Canal

biegt im 9. Segment des Abdomens nach vorn um und erweitert sich dann abermals. Das Zellplasma zeigt auf dieser nun folgenden kurzen Strecke e unregelmässig zackig umgrenzte Kerne, welche ungefähr in der Mitte der Wand liegen, und ist um das Lumen herum vacuolisirt. In Gestalt dieses letzten Theiles, welcher ebenso wenig wie die vorhergehenden eine scharfe Abgrenzung aufzuweisen hat, mündet jedes Vas deferens mit einer Einschnürung in den Verlauf je einer der paarigen Drüsen.

Jeder dieser Schläuche beginnt im 7. Segment mit einem geschlossenen, ziemlich engen Theil (Fig. 8 das untere Ende von g). Während die Zellkerne desselben mehr oder weniger platt erscheinen, wie der etwas schief gerichtete Schnitt g in dieser Abbildung links unten erkennen lässt, werden dieselben mit schnell eintretender Erweiterung des Canals und Verdickung seiner Wandung cylindrisch und kommaförmig, wie derselbe Schnitt an seiner obern Seite zeigt. Sie ragen mit dem Plasma in wellenartigen Erhebungen in das Lumen hinein, welches keine scharfen Grenzen zeigt. Indess ist die so gebaute Strecke nur kurz, und bald bietet der Querschnitt des Ganges (*f* in Fig. 7 u. 8) die in letzterer Figur dargestellte Gestalt. Er besteht also aus Zellen mit unregelmässig cubischen, theilweise fast platten Kernen in einem homogenen Plasma, das sich vom Lumen scharf abgrenzt. Der in letzterm liegende, sich kaum färbende Inhalt zeigt kleine, runde, sich intensiv färbende Körnchen. Im 9. Segment wendet sich jeder der beiden schon vor der Gegend der Einmündung der Vasa deferentia neben einander herlaufenden Canäle nach vorn, um erstere aufzunehmen und bis ins 7. Segment weiter zu gehen. Auf dieser Strecke sind die ziemlich dicht bei einander liegenden Kerne regelmässig gerundet und kuglig, werden durch Färbung ziemlich dunkel und zeigen feine Granulirung. Sie liegen dem Innenrand des Canals genähert, der sich inzwischen erweitert hat.

Im 7. Segment wenden sich beide Schläuche nach der Ventralseite des Abdomens und biegen, indem sie dünner werden, in der Gegend des Genitalganglions nach hinten um, wo sie sich zu dem unpaaren Ausführungsgang vereinigen. Auch dieser letzte Abschnitt der paarigen Canäle zeigt einen besondern Bau, wie ihn der Querschnitt Taf. 18, Fig. 8 h wiedergiebt. Die Wand zeigt hier nach innen keine scharfe Abgrenzung. Sie besitzt unregelmässig runde, grob granulirte Kerne, die ebenso unregelmässig an den Grenzen der durch die Secretionsthätigkeit wie defect aussehenden Wand liegen; dazwischen bemerkt man Vacuolen von der Grösse der Kerne. Im Innern des

Canals finden sich feine, faserartige Gebilde vor. Auch die histologisch wohl zu erkennenden Theile dieses Röhrensystems gehen ohne scharfe Grenzen in einander über.

Ein Querschnitt des unpaaren Ausführungsganges, der sich nach ungefähr Sförmiger Krümmung im Grunde des 8. Segments mit dem Ductus ejaculatorius vereinigt, ist in Taf. 18, Fig. 8 h dargestellt. Sein Lumen ist etwas weiter als seine Wandung; diese selbst ist dick, färbt sich homogen und zeigt Zellgrenzen. Die Kerne sind regelmässig eiförmig, mit sehr feinen, dichten Granulationen. Vor der Einmündung dieses unpaaren Ganges in den Ductus geht sein Durchmesser beinahe auf die Hälfte zurück, und seine Wand besitzt kurz vor jener Stelle nach innen zu Längsleisten mit zugespitzten Kernen, so dass der Querschnitt sternförmig ist.

An der durch eine Einschnürung kenntlichen Mündungsstelle beginnt der meist schneckenförmig gekrümmte Ductus ejaculatorius (Fig. 8 k), welcher von einer starken Ringmuskellage umgeben ist, die nach der Basis des Penis hin noch mächtiger wird. Die Kerne der starken Wand dieses Ganges sind eiförmig, mit fadenförmigen Chromatinschlingen und liegen basalwärts. Die Wand selbst, deren äusseres Drittel sich etwas färbt, während der Rest farblos bleibt, ist zunächst homogen, am weitesten zu verfolgen auf der grossen Convexität des Ganges (Querschnitt k'). Weiterhin sieht man den färbbaren Theil des Plasmas in Gestalt von feinen, scharf abgegrenzten, spiessförmigen Fortsätzen nach innen ausgezogen (Querschnitt k''). Der farblos bleibende Chitinbelag ist stark lichtbrechend. Das Lumen des Ductus ejaculatorius ist im Verhältniss zur Stärke seiner Wand und deren Muskelhülle sehr eng.

Der Penis stellt wieder eine schwach ventralwärts gebogene Röhre dar, deren offener Grund im 9. Segment des Abdomens liegt (Längsschnitt Taf. 19, Fig. 32). Ihre Mündung wird von einer durch das letzte Körpersegment gebildeten doppelten Falte *O* überdeckt, deren beide Theile, die über einander liegen, an der Stelle ihres Zusammenhanges durch ein Bündel von Längsfasern (*l*) verbunden sind. Das Rohr ist auf der Ventralseite frei, liegt dorsal zu ungefähr zwei Dritteln der Körperwand an und wird hier von einer Musculatur von Längsfasern bedeckt, die sich bald von der Medianlinie entfernen und schräg nach jeder Seite an die Körperwand gehen. Ventral davon zweigt sich jederseits ein entsprechender Muskelzug in etwas gerader Richtung nach hinten und unten ab (Querschnitt Taf. 19, Fig. 33).

Der Ductus ejaculatorius tritt mit seiner Ringmuskellage in den Grund des Penis, und wo sein Muskelbelag aufhört, liegt im Dorsaltheil des Penisrohrs ein kurzes, dünnes Bündel von schräg verlaufenden Längsfasern (Längsschnitt Fig. 32 *Tm*). Der Peniscanal ist auf seinem weitern Verlauf, auf dem er zuerst mehr auf der Ventralseite des Penisrohrs liegt, dann nach dessen Mitte geht, von Längsmuskelfasern (*Lm*) umgeben, die ihn in retrahirtem Zustand in schwache Windungen legen. Der Querschnitt des Canals ist der des Ductus ejaculatorius. Vor dem letzten Drittel des Penis erweitert er sich und geht in den weiten Mündungsraum des letztern über, dessen Entstehung und Gestalt die Querschnitte Fig. 33—36 a veranschaulichen. Fig. 34 lässt erkennen, dass sich vor der Erweiterung des Peniscanals über ihm zwei taschenförmige Einstülpungen befinden, von denen die untere seine unmittelbare Fortsetzung ist und von gelbem Chitin ausgekleidet wird. Eine Strecke weiter nach aussen (Fig. 35) zeigt das erweiterte Lumen des Penis 2 seitliche Taschen (*B'*), die in der Mittellinie mit der Einstülpung *B* in Fig. 34 zusammenhängen. In dem ventralwärts zwischen ihnen liegenden Theil zeigen sich 2 etwas gegen einander geneigte Zähne *a* aus gelbem Chitin. Im weitern Verlauf nehmen jene seitlichen Divertikel an Ausdehnung ab, bis sie verschwinden, und die Lappen- und Faltenbildung der Innenwand nimmt zu. Eine grössere Falte liegt in der Mittellinie dorsal (Fig. 36 b) und zwei andere daneben, von denen jede 4 spitze Chitinstacheln trägt, während die Seiten des ventralen Abschnitts darunter durch gelbes Chitin (*e*) verstärkt werden, eine Fortsetzung der Umgebung der zuerst erwähnten Chitnzähne. Die Mündung ist am stärksten gefaltet und, wie an dem Längsschnitt Fig. 32 zu sehen ist, in Form eines Präputiums nach unten geschlagen, so dass die ventralwärts durch einen kleinen Wulst begrenzte Mündung auf die Unterseite zu liegen kommt.

5. *Leptocerus aterrimus* St.

Die beiden Hoden liegen dicht neben einander im 4. Abdominalsegment neben dem Darmcanal, und zwar so, dass der eine dem andern schräg gegenüber liegt. Eine Zusammensetzung des Organs aus Follikeln ist nicht zu erkennen, obschon bei manchen Individuen Andeutungen davon in Form von schwachen Einkerbungen an der Peripherie vorkommen.

Die Vasa deferentia laufen ziemlich gerade bis in das 6.—7. Segment, wo sie eine Schleife bilden und in abermals gerader Richtung

um ungefähr die Länge eines Segments weiter gehen. Querschnitte (Fig. 4 a) zeigen in allen Theilen bis hierher denselben Bau: eine ziemlich starke, ungefaltete Wand und ein kleines, rundes oder eiförmiges Lumen. Dieselbe Form haben die Kerne. Das Plasma besitzt, besonders nach dem Lumen zu, viele Vacuolen.

Im 7. Segment schliesst sich diesem Abschnitt des Vas deferens, äusserlich durch eine Einschnürung kenntlich, ein zweiter (b) an, dessen Querschnitt eckig ist, mit engem Lumen, während seine Kerne cylindrisch sind. Auch durch einen andern Farbenton, den die Zellen dieses Theiles bei der Färbung (mit Hämatoxylin) annehmen, unterscheidet er sich scharf von dem vorangehenden. Er wird allmählich enger, wobei die Kerne rund werden, biegt in der Gegend des Ductus ejaculatorius dorsalwärts um und mündet in das System der paarigen Drüsen.

Wie Fig. 4 bei c zeigt, beginnen deren Anhangsdrüsen in Gestalt eines geräumigen Sackes, dessen dünne Wandung platte Kerne besitzt. Er enthält ein Secret, das ihn (nach Conservirung in Alkohol) in Form faseriger und bröckliger Massen dicht anfüllt. Nach seinem Ausgang hin wird dieser Sack enger, seine Wand mit ihren Kernen stärker, wobei letztere mehr cylindrisch werden. Der so entstehende enge Verbindungsgang führt nun in einen zweiten, ebenfalls sehr charakteristischen Drüsenraum d mit ziemlich starker Wandung, deren Kerne cylindrisch und nach dem Hohlraum des Ganges hin zugespitzt sind. Das Plasma ist hier nur undeutlich abgegrenzt und ragt vor den Zellkernen in Gestalt langer, fein ausgezogener Spitzen in das Innere hinein, wie d' deutlicher zeigt. Eine kurze Strecke hinter dem Beginn des engen Verbindungsstücks der beschriebenen beiden Theile mündet das stark verengte Vas deferens (bei b').

Wie das Schema hinter d (und in d') erkennen lässt, schliessen sich nun mittels einer Verengung die paarigen Drüsen e an. Ihr Querschnitt besitzt eine starke Wandung mit runden, mehr oder weniger platten Kernen, während der innen liegende Theil des Zellplasmas ein schaumiges Aussehen hat.

Aus der Vereinigung dieser beiden Schläuche geht ein zunächst enges Rohr hervor, das sich zu dem kurzen, unpaaren Gang erweitert, das, nach vorn und unten zurückgehend, in den Ductus ejaculatorius führt, diesem dorsal dicht anliegend. Letzterer ist sehr stark entwickelt und zeigt denselben Bau wie die vorher beschriebenen Formen. Kurz vor seinem Eintritt in die Basis des Penis, welche im Grunde des 9. Segments liegt, erweitert sich das Lumen des Ductus etwas

(Taf. 18, Fig. 14), um aber schnell wieder eng zu werden. Gleichzeitig wird die umgebende Muskelschicht dünner, wobei sie ventral (im Längsschnitt bei a) eine Einbuchtung erhält. Die letzten Fasern setzen sich dorsal an die Chitinplatte des Penissackes bei b; ventral gehen sie, wie dieselbe Figur zeigt, an andere Faserbündel heran (c).

Der Ductus ejaculatorius setzt sich ohne Unterbrechung in den fast gerade verlaufenden Peniscanal fort, unter dessen Chitinauskleidung cubische Kerne liegen, welche grösser als die im eigentlichen Ductus sind. Im letzten Drittel erweitert sich der Peniscanal trichterförmig, und an dieser Stelle werden die Zellen seiner Wandung cylindrisch. Im weitern Verlauf zeigen sich innen zahlreiche Längs- und Querfalten, in deren Wandung die Kerne wieder klein und rundlich geworden sind. Gleichzeitig bildet die Dorsalwand einen nach oben zurückgebogenen, stark chitinisirten Fortsatz mit Stachel (*O*), während der gelbe Chitinbelag der Ventralseite abgerundete Leisten trägt. — An der Dorsalseite seiner Basis bildet der Penis einen Wulst von Lappen und buchtigen Falten (*l*), von welchem sich im weitern Verlauf zwei symmetrisch zur Medianlinie liegende Theile differenziren, auf denen je ein stark chitinisirter Stachel steht. Taf. 18, Fig. 14 zeigt bei *D* eine solche Bildung im Längsschnitt.

Zur Veranschaulichung der Musculatur dient der Längsschnitt Taf. 18, Fig. 14. Er zeigt, wie die Fortsetzung des Ductus ejaculatorius, der Peniscanal, von einer dünnen Muskellage von Längsfasern (*Lm*) umgeben ist, welche bis zum Auftreten der cylindrischen Zellen in der Erweiterung der Röhre reicht. An der Basis heften sich die Fasern dorsal an eine Duplicatur der Chitinwand des Penissackes (Längsschnitt bei b), und zwar da, wo auch die Fasern des Ductus ejaculatorius enden. Ventral gehen sie in die Muskelgruppen über, welche an die ventralen Chitinwände des Abdominalendes angeheftet sind.

6. *Hydropsyche guttata* P.

Jeder der beiden im 5. Abdominalsegment liegenden oder etwas in das 4. hinein verschobenen Hoden ist aus 8 Follikeln zusammengesetzt. Diese liegen aber nicht dicht zusammen, sondern sind so von einander getrennt, dass die Hoden traubenförmig aussehen. Die zwischen den einzelnen Follikeln liegenden Fettkörperlappen grenzen sich von dem übrigen Fettkörpergewebe nicht ab.

Jedes Vas deferens (Taf. 17, Fig. 6 a) bildet mehrere grosse Schleifen. Es erstreckt sich nach hinten weit über den Penisgrund hinaus in das 8. Segment hinein. Eine Differenzirung im Bau der Zellwand ist in diesem ganzen Verlauf nicht zu erkennen. Ueberall zeigt die starke Innenwand Faltung in 3—4 Längswülste mit stumpf kommaförmigen Kernen. In der Zone, wo letztere liegen, färbt sich das Plasma dunkler als in dem äussern, kernfreien Theil der Wand.

Im 6.—7. Hinterleibsegment liegen die Anhangsdrüsen in Gestalt zweier grösserer Säcke mit dünner Wandung und platten Kernen. Taf. 17, Fig. 6 b zeigt sie im Längsschnitt. Nach der engen Mündung hin wird die Wand stärker und bildet niedrige Leisten, in denen die Kerne grösser und unregelmässiger sind. — Der sich anschliessende Canal c ist sehr dünn, besitzt aber eine verhältnissmässig starke, innen wenig gefaltete Wandung mit unregelmässig runden Kernen, die dem Lumen des Ganges genähert liegen. Dieses dünne Rohr zieht im Abdomen nach hinten und nimmt, indem es sich hier erweitert, das dazu gehörige Vas deferens auf. Im weitern Verlauf werden seine Kerne gleichmässiger rund, und im 7. Segment geht es gemeinschaftlich mit dem entsprechenden Theil der andern Seite in einen unpaaren Canal von der Stärke des Vas deferens über, dessen Querschnitt in d dargestellt ist. Seine Wandung umschliesst ein erweitertes Lumen und hat gestreckte, kommaförmige Kerne. Nach kurzem Verlauf mündet es in den Ductus ejaculatorius, dessen Lumen eng und längs gefaltet ist.

Das Genitalganglion zeichnet sich, abgesehen von seiner Grösse, vor den übrigen Ganglien des Abdomens dadurch aus, dass seine Bindegewebshülle nach innen 2 ringförmige Septen bildet, die das Ganglion unvollkommen in drei Theile schnüren, wie es das Schema Taf. 17, Fig. 6 wiedergiebt.

Der Grund des schräg nach unten gebogenen Penis liegt im 8. Segment, und an dieser Stelle tritt auch der Ductus ejaculatorius in etwas schiefer Richtung in ihn hinein. Die Querschnitte Taf. 18, Fig. 20—29 lassen den innern Bau des Organs erkennen. Sein erstes Drittel ist von transversalen Muskelfasern durchzogen, den Resten derjenigen des Ductus ejaculatorius. Zwischen ihnen liegt der ganz enge Peniscanal, der sich erst da etwas erweitert, wo die erwähnte Quermusculatur aufhört und die Längsfasern auftreten, von denen einige an die Innenwand des Penis geheftet sind. Hinter der Erweiterung des Peniscanals wird auch dessen Chitinauskleidung auf eine kurze Strecke sehr stark (Fig. 24), um sich dann wieder zu ver-

dünnen, während das bisher runde Lumen eine andere Form annimmt. Die Veranlassung dazu geben zwei kolbenartige Bildungen, deren Querschnitte die Figg. 25 und 26 zeigen und deren Wandung aus farblosem Chitin besteht, während die gegenüberliegende, mehr gleichmässig runde Wand mit einem starken Belag von gelbem Chitin versehen ist. Zwischen beiden Kolben bemerkt man ausserdem ventral noch den Querschnitt eines gelben Chitinstabes, der im weitern Verlauf zu einer Halbrinne wird und in die Chitingebilde der Penismündung übergeht, deren deckelartiges Ende Fig. 29 und deren Querschnitt kurz vor diesem Ende Fig. 28 darstellt.

Die ventrale Wandung des Penis liegt nur zu ungefähr einem Drittel ganz im Abdomen; der übrige Theil derselben ist frei. Der dorsale Theil des Cylinders ist zu ungefähr zwei Dritteln vom Analsegment überdeckt; doch ist die Bedeckung des zweiten Drittels nur eine Segmentfalte, welche unter dem Analsegment liegt und dieses durch einen Einschnitt von ihr trennt.

Der Penisgrund wird von einer Muskelhülle umgeben, die sich hinter dem Eintritt des Ductus ejaculatorius wie gewöhnlich in zwei Züge theilt, von welchen sich jederseits noch ein dünnes Faserbündel abzweigt, das nach hinten und schräg oben geht. Ausserdem kommen aus den lateral liegenden Muskeln des 8. Segments in der Höhe des Enddarms zwei etwas schwächere Muskelstränge, welche zur dorsalen Mittellinie des Penis gehen, die durch einen Kiel gekennzeichnet ist (Fig. 20).

Weiblicher Genitalapparat.

1. *Limnophilus bipunctatus* Ct.

Die beiden Ovarien setzen sich aus einer grössern Zahl von Eiröhren zusammen, die mit lang ausgezogenen Endfäden beginnen. Der Anfang derselben liegt dicht unter dem Rückengefäss. Sie haben länglich runde Kerne, und dieselbe Gestalt besitzen letztere im Anfangstheil der sich anschliessenden Ovarialröhren, in denen sie aber dichter bei einander liegen. Im weitern Verlauf der Röhren, da, wo die Eier aufzutreten beginnen, werden die Kerne kurz cylindrisch, an den Enden abgerundet, und die Wandung ist durch nach innen vorspringende Epithelwülste in Kammern gegliedert, in welchen je ein Ei mit seinen Dotterzellen liegt. Vor der Einmündung einer jeden Eiröhre in die Dorsalseite ihres Oviducts erscheinen die Kerne wieder

flach, um an jener Stelle einen Epithelwulst zu bilden, wie Taf. 19, Fig. 37 a im Längsschnitt darstellt.

Die paarigen Oviducte beginnen ungefähr im 4. Abdominalsegment. Sie haben, wie der eben erwähnte Schnitt bei b zeigt, eine dünne Wandung mit rundlichen Kernen und sind nach innen in abgerundete Längsfalten gelegt. Hinter der Mündung der letzten Eiröhre treten ausserdem einige längs verlaufende Muskelfasern auf. Dieser Belag verschwindet in der Gegend der Grenze des 8. zum 9. Segment und erscheint erst wieder nach der Vereinigung der paarigen Oviducte zum unpaaren Ausführungsgang. Diese Stelle ist im Innern durch einen einspringenden Ringwulst bezeichnet. Die hier beginnende äussere Ringmuskellage des Oviductus communis wird auf dessen Verlauf nach der Mündung hin immer stärker. Kurz vor letzterer strecken sich die bis dahin rundlichen Zellen der Wandung mit ihren Kernen und werden cylindrisch, dabei, wie der Längsschnitt Fig. 37 bei c zeigt, allmählich an die Aussenseite rückend. Das ganze Mündungsgebiet des in Rede stehenden Ganges ist in Längsfalten gelegt und geht nach aussen in die stark chitinisirten Gebilde des Vestibulums über.

Der ganze Ovarialapparat ist von starken Tracheenästen mit deren Verzweigungen begleitet. Die Eiröhrenbündel zeigen erstere besonders auf ihrer Dorsalseite, während letztere auch zwischen den einzelnen Röhren verlaufen. Diese sowohl wie alle Ausführungsgänge umkleidet eine feine Haut mit platten Kernen, die an den wulstigen Mündungen der Eiröhren in die paarigen Oviducte entsprechende Verdickungen aufweist.

Neben dem Oviductus communis und dicht über demselben mündend liegt das Receptaculum seminis, dessen Bau Fig. 37 d und e veranschaulicht. Die Zellen der Innenwand des am Grunde durch eine Falte gegabelten Haupttheils springen ähnlich denen der Bursa copulatrix zahnartig in das Innere vor. Die Zellkerne liegen basal und sind nach der Färbung mit einem dunklern Hof umgeben, der in farbloses Chitin übergeht. An einer Einschnürung kenntlich, in welcher die Kerne mehr cylindrisch sind, geht dieser Theil in den vor der Mündung knieförmig abgebogenen Ausführungsgang e über, der gleichfalls von einer Chitinschicht ausgekleidet ist, unter welcher rundliche Kerne liegen. Die ihn umgebende Ringmuskelschicht geht ventral unmittelbar in den Muskelbelag des Oviducts über.

Die Bursa copulatrix (Schema Taf. 19, Fig. 38 f und Fig. 37 f, i, k, l, m, n) ist stark entwickelt und hat viele Divertikel. Ihre Wand

ist verhältnissmässig dünn und wird von unregelmässig cylindrischen, oft mehr cubischen Zellen gebildet, deren Innenwand in farbloses Chitin übergeht und in Gestalt unregelmässiger Zähne vorspringt. Im Fundustheil des Organs bildet jede Zelle einen feinen Stachel. Die Kerne liegen an der Basis der Zellen und gleichen ihnen in der Gestalt, und so bietet die Wand der Bursa copulatrix ein ähnliches Bild wie die des Receptaculums. — Der Ausführungsgang der Bursa (Fig. 38 f) kommt aus ihrem ventralen Theil, innerhalb des 9. Segments. Er ist ziemlich geräumig, seine Innenwand in runde Falten gelegt (Fig. 37 i), und er wendet sich nach hinten, um in ein kurzes, kegelförmiges Stück (k) überzugehen, dessen Wand aus cubischen bis schwach cylindrischen Zellen besteht, deren Kerne am Grunde letzterer liegen. Das Innere dieses Abschnitts ist mit einer starken Lage gelben Chitins ausgekleidet, die sich auch an Macerationspräparaten scharf und deutlich abhebt. Hinter dieser charakteristischen Stelle wird der Gang enger und gabelt sich schliesslich, wie im Schema Fig. 38 bei l zu sehen ist. Der eine, ziemlich weite Theil, welcher dorsal liegt (Fig. 37 l), besitzt über seiner Wand mit rundlichen Kernen eine starke Chitinauskleidung. Während der Bursa copulatrix bis hierher ein Muskelbelag fehlt (bei *L. rhombicus* ist ein solcher ziemlich stark entwickelt), wird dieser ausführende Canal von einer dicken Lage von Ringmuskeln umschlossen, die im Verlauf nach aussen mit dem nun enger werdenden Gang dünner wird (Fig. 37 m) und vor dessen Mündung, die durch einen Epithelwulst ausgezeichnet ist, ganz verschwindet (Fig. 37 n). Der andere aus jener Gabelung hervorgehende Ast (Fig. 38 q) wird schnell sehr dünn, verliert seine Musculatur und geht als sehr enger, innen ebenfalls chitinisirter Canal in das 8. Segment zurück, wo er umbiegt und unter Bildung einiger Schleifen weiter hinten blind endet. Seinen Querschnitt zeigt Fig. 37 q.

Der nächst der Bursa copulatrix am stärksten entwickelte Theil des weiblichen Genitalapparats ist die Kittdrüse, die in gefülltem Zustand den grössten Theil des hintern Abdomens einnimmt. Sie liegt ganz dorsalwärts und ist paarig; jede Hälfte erstreckt sich weit sowohl nach hinten als nach vorn und bildet an letzterer Stelle noch einen ventralwärts liegenden und nach vorn zurückgebogenen Fortsatz. Die Vereinigungsstelle beider Drüsensäcke zum gemeinsamen Ausführungsgang liegt in der Mittelebene. Die Drüsen besitzen, wenn sie noch nicht durch Secret angeschwollen sind, eine in runde Falten gelegte Wandung mit schlank cylindrischen Zellen, die sich deutlich abgrenzen und an ihrer Basis schwach cylindrische Kerne haben

(Längsschnitt Taf. 19, Fig. 37 o). Letztere werden in der dünnen Wand des ausführenden Ganges grösser, aber verhältnissmässig kürzer, und liegen nicht mehr so regelmässig angeordnet wie in der Wand des Drüsensackes selber, sondern in verschiedener Lage zu einander geneigt (Fig. 37 p). Vor der Mündung biegt der Ausführungsgang in einem mehr oder weniger scharfen Knie nach unten, und an der Innenwand treten Längsfalten, bald auch Querwülste auf, unter deren allmählich dicker werdendem Chitinbelag die Zellen cylindrisch sind. Den ganzen Ausführungsgang umgiebt eine nach aussen hin stärker werdende Ringmuskellage.

In das Vestibulum der Genitalorgane, dessen Wand um die einzelnen Mündungen herum fein gezähnt ist, münden also ein: die Kittdrüsen, am weitesten dorsal gelegen, die Bursa copulatrix, das Receptaculum seminis und dicht unter letzterm, ganz auf der Ventralseite liegend, der Oviductus communis. An einer Anzahl von charakteristischen Querschnitten, welche Taf. 19, Fig. 39—45 darstellen, ist zu erkennen, dass unter den zahlreichen Falten des Vestibulums einige grössere, regelmässig auftretende Längsleisten zu erkennen sind. Ein dorsales Gebilde dieser Art zeigen die Figg. 39—42, wo auch zu sehen ist, wie dasselbe nach der Mündung hin grösser wird, sich dann aus dem Zusammenhang mit der Dorsalwand des Vestibulums löst (Fig. 43) und, immer kleiner werdend, schliesslich frei endet. Gegenüber auf der Ventralseite tritt eine gleichfalls median verlaufende Leiste auf (Fig. 42), welche zunächst beiderseits ausgehöhlt ist, dann niedriger wird und sich hierauf wieder vergrössert. Von letzterer Stelle an zeigt die ganze Leiste 3 secundäre Längsfalten (Fig. 44), die vor der Mündung verstreichen. Ferner lassen die Querschnitte jederseits eine Anzahl von paarigen Längsleisten erkennen, von denen bis vor der Mündung 2 grössere (Fig. 44 u. 45) übrig bleiben, welche im weitern Verlauf auf ihren einander zugewendeten Flächen Lappen und Leisten zweiter Ordnung besitzen. Die beiden Leisten werden dann frei und verstreichen endlich allmählich.

Der Musculatur wurde bereits bei den einzelnen Drüsen gedacht. Hier ist nur noch zu erwähnen, dass von dem Dorsalmuskelbelag des Vestibulums jederseits ein Faserbündel schräg nach hinten und abwärts zur Ventralseite geht (Taf. 19, Fig. 39), wo es an je ein im Segment quer verlaufendes Bündel geht.

2. *Phryganea striata* L.

Die Eiröhren dieser Art beginnen mit lang ausgezogenen, dicht neben einander liegenden Endfäden, die hoch in den Dorsaltheil des 2. Abdominalsegments reichen und lang gestreckte, granulirte Kerne besitzen (Taf. 19, Fig. 48 a). Letztere runden sich im Verlauf der Fäden mehr und mehr ab und rücken gleichzeitig näher zusammen. Die Endkammer jeder Eiröhre zeigt im Innern zwei Arten von Elementen, wie sie Fig. 48 b darstellt: eiförmige, oft gekrümmte Kerne, welche hell und fein granulirt sind, und kugelförmige, homogen aussehende mit dunklem Nucleolus. Verfolgt man die Ovarialröhren weiter, so zeigt sich, dass die Kerne ersterer Art weiter abwärts eine mehr spindelförmige Gestalt annehmen und sich zum Epithel der Eiröhren anordnen, während die andern Kerne zu Eizellen und Dotterzellen werden, die in bekannter Weise in einzelnen Follikeln angeordnet sind.

In derselben Weise, wie vorher von *Limnophilus* beschrieben ist, münden auch die Eiröhren von *Phryganea* in die Dorsalseite der paarigen Oviducte. Die Wand derselben ist in runde Falten gelegt und enthält eiförmige, unregelmässige Kerne. Aussen liegt eine dünne Lage von Muskeln, die sich hinter der durch die verschiedene Gestalt der Kerne deutlich abgegrenzten Vereinigungsstelle beider Oviducte zum unpaaren Ausführungsgang verdickt und um dessen trichterförmige, in Längsfalten gelegte Mündung herum eine erhebliche Stärke erreicht. Dagegen sind die Kerne in der Wand dieses unpaaren Ganges viel kleiner und vergrössern sich erst im Mündungsgebiet, dabei Cylinderform annehmend, mit zugespitztem Ende, während die ganze Wand unter der Musculatur nebst ihrem farblosen Chitinbelag dicker wird. Wir haben also in den wesentlichen Zügen für *Phryganea* dasselbe Bild des Ovarialapparats, wie auf Taf. 19, Fig. 37 für *Limnophilus* dargestellt ist. Doch ist die knieförmige Biegung des Oviductus communis vor seiner Mündung viel stärker und deutlicher ausgesprochen.

An den Beginn eines jeden der beiden paarigen Oviducte tritt von dem im 7. Segment liegenden Genitalganglion ein starker Nervenast, der sich von hier aus weiter nach hinten fortsetzt.

Ein solches Aussehen haben die Ovarien im frühen Imaginalstadium. Ein ziemlich verändertes Bild bieten sie dagegen in dem Zustand, in welchem sie mit reifen Eiern erfüllt sind. Sie nehmen alsdann den ganzen vordern und einen grossen Theil des sich anschliessenden Raumes des Abdomens ein. Die Kerne ihrer Wandung, die in den obern Abschnitten der Röhren cylindrisch sind, werden nach

der Mündung hin kürzer, sind weiterhin platt, mit schwacher, nach dem Lumen hin gelegener Erhabenheit, also halb linsenförmig. Diese Wölbung der Kerne verschwindet aber schliesslich auch, so dass die paarigen, fast drehrunden Oviducte platte, auf Querschnitten strichartig aussehende Kerne besitzen.

Die Eier sind von 5 grossen Dotterzellen begleitet, welche sich durch einen grossen, fein gekörnten Kern auszeichnen und nach aussen hin mit dem Grösserwerden des Eies allmählich verschwinden (Fig. 46). In den paarigen Oviducten liegen die Eier nicht einzeln hinter einander, sondern in grösserer Anzahl neben einander.

Was den Bau des Receptaculum seminis anbetrifft, so ist auch dieses mit demselben Organ von *Limnophilus* (Fig. 37 u. 38 d u. e) zu vergleichen. Der ausführende Canal wendet sich zuerst nach oben, dann, einen Winkel bildend, nach unten und mündet dicht über dem Oviduct, von der Fortsetzung von dessen Ringmusculatur umgeben, die auf der Dorsalseite des Ganges weniger stark entwickelt ist als auf der ventralen. Das Mündungsgebiet des Receptaculums ist von dicken, gelben Chitinwänden umgrenzt und bedeutend in der Breite entwickelt, indem es schliesslich 2 lateral gelegene Taschen bildet, wie aus den Querschnitten Taf. 19, Fig. 54—56 zu ersehen ist, welche nur das Chitingerüst zeigen.

Der Grund der sehr stark ausgebildeten Bursa copulatrix, welche grosse Buchten und Divertikel bildet, reicht bis ins 6., ihre hintern Ausbuchtungen bis ins 9. Abdominalsegment. Sie ist von einem schwachen Muskelbelag bedeckt, der dorsal und nach ihrem Grunde hin etwas stärker ist. Ihre Wandung stellt Fig. 57 im Querschnitt dar. Sie besteht aus cubischen bis eiförmigen Zellen, deren Kerne bei jüngern Weibchen eine weniger scharfe Umgrenzung zeigen als bei ältern. Hier erscheinen Zellen und Kerne so, wie Fig. 57 darstellt. Die das Innere der Bursa auskleidende farblose Chitinlage ist ziemlich stark und bildet runde Lappen mit secundären, abgerundeten Höckern. Der Grund des Sackes ist ausserdem in ältern Individuen mit zahlreichen spitzen Borsten aus gelbem Chitin ausgekleidet, die nach aussen gerichtet sind (unterer Theil von Fig. 57). — An den Ausgang der Bursa copulatrix schliesst sich, wie Fig. 37 i, k für *Limnophilus* zeigen, ein eben solcher Abschnitt bei *Phryganea* an. Die Chitinhöcker des Bursasackes sind hier verschwunden, während dafür im Innern grössere Lappen mit starkem Belag von farblosem Chitin auftreten. Aussen liegt eine Muskelbedeckung, welche aber dünner ist als die der eigentlichen Bursa, mit der sie in Zusammenhang steht. Bevor dieser Vor-

raum der Bursa in den Ausführungsgang übergeht, zeigt er, indem er sich kegelförmig verengt, auf dieser Strecke eine ringförmige Auskleidung von gelbem Chitin.

Der von einer dicken Lage farblosen Chitins mit darunter liegenden Cylinderzellen ausgelegte Ausführungsgang, welcher von einer nach dem Ausgang hin mächtiger werdenden Ringmuskelschicht umgeben ist, gabelt sich, indem er ventral einen Ast in Gestalt eines nach vielen, ventral von der Bursa liegenden Windungen blind endigenden Schlauches abgiebt, dessen Querschnitt Taf. 19, Fig. 49 wiedergiebt. Die Mündung des Hauptcanals, also der Ausgang der Bursa, ist enger als das Lumen im Anfang des Ganges und ist von denjenigen des Oviducts und des Receptaculums weit abgerückt. Sie liegt auf einem frei endigenden Chitinkegel, wie die Figg. 54 und 55 im Querschnitt zeigen.

Wie in dem *Limnophilus*-Schema Fig. 38 bei g zu sehen ist, geht auch aus der Bursa copulatrix von *Phryganea* auf deren Ventralseite ein Drüsenschlauch hervor, der bei letzterer Art besonders stark in der Länge entwickelt ist und dem entsprechend im Abdomen zahlreiche Windungen bildet, die zum Theil bis in den Grund von dessen 5. Segment zurückreichen. Der Beginn der Drüse an der Bursa zeigt im Querschnitt ein ähnliches Bild wie Fig. 37 g und ist von einer Fortsetzung der Bursamusculatur umgeben. Nach kurzem Verlauf erfährt der Canal im 8. Hinterleibssegment eine birnförmige Erweiterung, die sich bald wieder verengt, und nun windet sich der Schlauch in vorher erwähnter Weise durch das Abdomen, um in der Nähe seines Ursprunges aus der Bursa im 9. Segment blind zu enden, während sein Umfang und auch sein Lumen allmählich enger geworden sind. Den histologischen Bau der Drüse mit Ausnahme ihres Anfangsstückes zeigt der Querschnitt Fig. 50. Die Zellen sind cylindrisch mit theils kurz cylindrischen, theils noch mehr gedrungenen Kernen. Das Plasma besitzt eine schaumige Structur mit einzelnen grössern Vacuolen. Um das Lumen des Ganges herum bilden die Zellen einen hellern, scharf abgegrenzten Saum, unter dem wie auch im Canal selber Secretkörnchen sichtbar sind, die sich mit Hämatoxylin intensiv blau färben. Dieser Saum besteht aus farblosem Chitin und kleidet die ganze Anhangsdrüse aus, in den Chitinbelag der Bursa copulatrix übergehend.

Die paarige Kittdrüse, deren Mündung am weitesten dorsal gelegen ist, und deren langer, in der Verticalebene S-förmig gekrümmter Ausführungsgang von starker Ringmusculatur umgeben ist, zeigt in jüngern Stadien eng an einander gefaltete Wände, deren Kerne eiförmig sind. Die Drüse nimmt so einen nur geringen Raum ein.

Beim ältern Weibchen füllt sie dagegen von da an, wo die Eiröhren in die paarigen Oviducte münden, mit ihrem Inhalt das ganze Abdomen aus und verdrängt hinter der Vereinigung letzterer beinahe alle andern Organe, wie das Schema Fig. 53 in den grossen weiss gelassenen Feldern zur Anschauung bringt. Bursa copulatrix und die Ausführungsgänge sind dann auf einen schmalen Isthmus beschränkt. Die Wandung der Drüse in diesem Zustand zeigt ein schaumiges Zellplasma und darin undeutliche, eiförmige Kerne (Fig. 52 c). — Das Drüsensecret wird durch die Conservirung und besonders durch die zum Zweck der Einbettung nöthige Entwässerung mit absolutem Alkohol so hart, dass das Mikrotommesser darüber hinwegspringt[1]). In dünnem Alkohol und also noch mehr im Wasser quillt der Inhalt dagegen so stark auf, dass er z. B. in letzterm das beinahe 30fache Volumen dessen einnimmt, das er zuvor in Alkohol von 93 Proz. hatte. Die natürliche Grösse und Form einer so gequollenen Secretmasse zeigt Fig. 52, bei a von der Dorsalseite, bei b von der Ventralseite, und sie stellt gleichzeitig einen genauen Ausguss des Drüsensackes selbst dar. Man kann daran einen mittlern Theil unterscheiden, dem sich der Ausführungsgang anschliesst, 4 dorsale und 2 ventrale Hörner. Die Oberfläche zeigt innen feine Längsriefen.

3. *Molanna angustata* Ct.

Die Kerne der Ovarialendfäden sind sehr schmal und sehr lang, werden aber im weitern Verlauf kürzer und unregelmässiger rund. Die paarigen Oviducte vereinigen sich im 8. Segment des Hinterleibs, und diese Stelle ist wieder durch den Unterschied in Gestalt und Grösse der Kerne abgegrenzt, indem letztere in der Wand des Oviductus communis ohne Uebergang bedeutend kleiner erscheinen. Hier beginnt auch die zunächst noch dünne Ringmusculatur, die sich schnell verdickt und hinter dem Knie des unpaaren Oviducts vor dessen Mündung das ungefähr Sechsfache der ursprünglichen Stärke zeigt.

Das Receptaculum seminis liegt im 9. Segment dicht über dem Oviduct in dessen in entgegengesetzter Richtung gebogenem Knie. Ein Längsschnitt durch dasselbe zeigt unregelmässig lappenartige, zahnartig in das Innere vorspringende Zellen mit einem breiten Saum

1) Zum Zweck des Schneidens muss der Inhalt der Drüse vorher entfernt werden. Das geschieht am besten durch Anschneiden des Dorsaltheils des vorher conservirten Abdomens und Zurückbringen in Alkohol von 43 Proc. Dabei quillt das Secret im Zusammenhang hervor und kann so leicht entfernt werden.

farblosen Chitins. Die Zellkerne sind unregelmässig cubisch. Der sich anschliessende Ausführungsgang, dessen Chitinauskleidung ganz glatt ist, biegt scharf vom Körper des Receptaculums ab und mündet nach abermals starker Krümmung über dem Ausgang des Oviducts. Seine Kerne werden hinter dem Ursprung regelmässiger, nach der Mündung hin flach. Die Ringmusculatur, welche den Gang umgiebt, verstärkt sich nach aussen hin und steht mit der des Oviductus communis in Zusammenhang.

Die Bursa copulatrix ist sehr gross und bildet geräumige Divertikel. Sie ragt bis in das 6. Abdominalsegment. Ihr Chitinbelag bildet polyedrische Zacken und Spitzen, die im Bursagrund kurze, feine Borsten tragen. Die Zellkerne sind unregelmässig cubisch, mit verschwommenem Umriss. Taf. 19, Fig. 30a zeigt einen Längsschnitt durch die Wand der Bursa. — Sie geht in einen Vorraum über (Fig. 30 f), dessen Innenwand ziemlich grosse, gerundete Falten besitzt, die von farblosem Chitin bekleidet sind. Da, wo sich der ausführende Canal anschliesst, bildet sich auch bei dieser Form innen ein conischer, breiter Ring, der aus gelbem Chitin besteht und um dessen Basis herum die Wand des Vorraums einen abgerundeten Wulst bildet. Bursa und Vorraum derselben tragen einen dünnen Muskelbelag, der über dem Bursagrund am stärksten ausgebildet ist, um jenen Chitinring herum nur aus einigen Fasern besteht, sich aber auf dem nun folgenden Ausführungsgang zu bedeutender Stärke verdickt. Dieser Gang verläuft in einer ungefähr Sförmig gekrümmten Schleife und bildet nach der Ventralseite zu einen Anhang in Form eines dünnen, nach mehreren Windungen in der Gegend des Receptaculums blind endigenden Schlauches. Er hat ein verhältnissmässig weites Lumen; die Zellkerne sind am Ursprung des Canals gerundet und strecken sich weiterhin mehr und mehr, sich gleichzeitig ziemlich weit von einander entfernend. Der Hauptgang nimmt nach Abgabe des eben erwähnten Astes in seiner Stärke ab, während die Musculatur fast ebenso dick bleibt und die Kerne cylindrisch werden, und mündet unter dem Ausführungsgang der Kittdrüse, die keine Besonderheiten hat, auf einer kegelförmigen Hervorragung, welche aus einer Platte gelben Chitins gebildet wird.

Unterhalb der Stelle, wo sich der Vorraum der Bursa an diese selbst anschliesst, geht aus ihr an der Ventralseite eine lange Anhangsdrüse hervor, deren Eigenthümlichkeiten im Allgemeinen dieselben sind, wie sie vorher bei *Phryganea* beschrieben wurden. Einen Querschnitt davon bei *Molanna* giebt Taf. 19, Fig. 31 stärker vergrössert

wieder. Die grossen, granulirten Kerne haben innen einen bei der Färbung heller bleibenden Hof. Das Plasma, welchem zahlreiche kleine Vacuolen ein schaumiges Aussehen geben, zeigt ausserdem Vacuolen von der Grösse der Kerne, vor welchen sie liegen. Der innere Chitinsaum, das angrenzende Plasma und das Drüsenlumen enthalten Körnchen. — Eine Erweiterung des Schlauches, wie er bei *Phryganea* zu finden ist, konnte ich in den zahlreichen Schlingen des Organs nicht feststellen. Indessen liegt im Ventraltheil des 6. Segments ein drüsiges Gebilde von demselben Bau, wie ihn die Querschnitte der Anhangsdrüse zeigen. Nur die schaumige Plasmastructur ist hier nicht vorhanden. Das Plasma färbt sich an der Aussenseite der Zellen etwas dunkler als nach dem Lumen zu. Einen Zusammenhang dieses Schlauches mit der Anhangsdrüse vermochte ich äusserer Umstände halber nicht festzustellen.

Ein Ueberblick über die Literatur, die von den Genitalorganen der Trichopteren handelt, zeigt, dass dieser Gegenstand, soweit die gröbern anatomischen Verhältnisse in Betracht kommen, nur von ältern Autoren eingehender behandelt worden ist. De Geer (1) bespricht in seiner Geschichte der Insecten die drei Entwicklungszustände der „Phryganäen oder Wassermotten", ihren Bau und ihre Lebensweise und giebt im Anschluss an die Beschreibung der Genitalanhänge eine Darstellung der innern weiblichen Organe:

„Der Bauch eines Weibchens . . . war mit einer dicken Masse kleiner, grüner, beinahe runder Eyer fast ganz angefüllt. Allein dicht am Schwanze entdeckte ich zween merkwürdige Theile. Dies sind zwo länglicht ovale, weisse und durchsichtige Blasen (— wir werden bald sehen, dass die Eyer der Phryganäen fast mit eben solcher gallerichten Materie, wie der Froschlaich, umgeben sind —), die unten an einander hangen, indem sich hier mehrere krummgeschlungene, aufgetriebene Theile befinden. Ich habe bemerkt, dass sie mit ihren Enden an das kegelförmige Schwanzstück stossen, und ohne Zweifel in der flachen Höhlung desselben ihren Ausgang haben. Jede Blase ist länglichtoval, ungleich, und am Ende abgerundet. In diesen sonderbaren Blasen befindet sich eine klebrichte Masse, welche so hart und spröde wird, wie Leim, oder Gummi Tragant, wenn sie trocken geworden ist. In einer kleinen Art eines Phryganäenweibchens fand ich auch zwo dergleiche Blasen, die aber mit einer gelblichen Materie angefüllt waren."

Gaede (2) beschreibt in einer Sammlung kleinerer Abhandlungen über die Anatomie der Insecten auch die Genitalorgane von *Phryganea grandis* ♀:

„Die weiblichen Organe bestehen aus 2 traubenförmigen Eierstöcken, die aus vielen Gängen zusammengesetzt sind, in welchen die Eier eine solche Lage haben, dass die grössten dem gemeinschaftlichen Eiergang am nächsten liegen. Beide Trauben vereinigen sich zu einem Gang,

dem gemeinschaftlichen Eiergang. Dieser nimmt eine runde Blase und ein längliches Gefäss auf, welches letzteres einen langen, fadenförmigen Ausführungsgang hat. Diese beiden Gefässe scheinen denen sehr zu ähneln, die sich in den Eiergängen der Schmetterlinge einmünden, und dürfte ich nach dieser Analogie folgern, so würde das erstere dienen, den die Eier befruchtenden männlichen Samen aufzunehmen, und das zweite, die die Eierschale bildende Flüssigkeit abzusondern. — Endlich muss ich noch eines Organs erwähnen, welches das schleimige Wesen enthält, das die in Wasser gelegten Eier der Frösche überzieht. Es ist einem Andreaskreuz nicht unähnlich. Von einem Mittelpunkt gehen 4 Hörner aus, 2 nach oben und 2 nach unten, und zwischen den beiden nach unten gehenden ist der sich in die Scham öffnende Ausführungsgang. Die innern Wände dieses Organs bilden Falten. . . . Im Wasser . . . breitete sich dieses Gluten aus, und da ich einige von den kleinen, grünen Eiern hineinbrachte, umschloss es diese ganz, und zwar so fest, dass ich sie nicht wieder von demselben befreien konnte. — Die männlichen Zeugungstheile bestehen aus einem gemeinschaftlichen Samengange, der sich in 2 Gänge theilt. Aus jedem dieser Gänge entspringt nahe vor seinem blinden Ende ein ziemlich langes, fadenförmiges Organ, welches an seiner Spitze 4 kleine Hoden trägt. Beim ersten Anblick würde man dies für e i n e n Hoden halten, so innig sind sie mit einander durch Zellgewebe verbunden."

Pictet (3) findet, dass die Herold'schen Beobachtungen über die Entwicklung des Kohlweisslings, was dessen Genitalorgane betrifft, mit denen an Phryganiden grosse Aehnlichkeit haben. Er unterscheidet an der männlichen *Phryganea striata*: 1) Testicules; weissliche, nierenförmige Körper, in beiden Seiten des Abdomens, in der Gegend des 4.—6. Segments. Pictet meint annehmen zu müssen, dass sie aus zahlreichen Gefässen gebildet werden, die vom umgebenden Fettkörper schwer zu trennen sind. 2) Canal déferent; mündet in 3) vaisseaux spermatiques; blinde Säcke von ziemlich bedeutendem Durchmesser, den Hinterleib der Länge nach durchziehend. Ihre untere Partie ist die dünnste, ihr äusserstes Ende in Gestalt eines Sackes aufgeblasen. Nicht weit von der vésicule séminale vereinigen sie sich zu einem sehr dünnen Canal. 4) Vésicule séminale; eiförmig, unmittelbar hinter dem Penis gelegen. 5) Canal éjaculatoire et la verge; ersterer bildet die Axe des Penis, dessen äussere Chitinanhänge beschrieben werden. — Nach dieser Beschreibung und der beigegebenen Tafel ist die vésicule séminale der ausserhalb des Penisrohrs liegende, musculöse Theil des Ductus ejaculatorius. Mit letzterm Namen bezeichnet Pictet nur den innerhalb des Penisrohrs liegenden Canalabschnitt. — Am weiblichen Genitalapparat werden folgende Theile unterschieden: 1) Ovaires; enden oben im ligament terminal des ovaires, unten in den trompes, die sich zum Oviduct vereinigen. Pictet erkennt an jedem Ovarium einen Centralcanal und daran, in schiefen Linien angeordnet, kleinere Canäle, die mit einem Ligament enden; alle diese Ligamente vereinigen sich mit dem ligament terminal. 2) Vésicules vaginales; zwei blinde Röhren, die sich in den gemeinsamen Canal öffnen, innerhalb der Ovarien;

Zweck derselben unbekannt; secerniren vielleicht die Gallerte zur Umhüllung der Eier und sind analog den vésicules séminales der Männchen. 3) Ein zweites Paar von „vésicules"; bei Phryganiden blinde Röhren, die an der hintern Partie des Oviducts gelegen sind (die Zeichnung stellt sie als sich kreuzende Canäle dar); öffnen sich „unter den vorher erwähnten Taschen als sehr dünner Canal; ihr freies Ende ist dick und gerundet; sind viel kürzer als die Taschen. (Es werden dann Abweichungen im Bau dieser Organe bei *Hydropsyche* beschrieben.) 4) Poche copulatrice; gegen ihre Mitte öffnet sich ein kleines Coecum, das nach dem Kopfe hin gerichtet ist; es ist einfach, etwas kürzer als die „vésicules" und kürzer als die Tasche; gegen die Basis dieses Gefässes öffnet sich der Canal, der die Tasche mit dem Oviduct verbindet; er tritt hier etwas unterhalb der vésicules „séminales" (?) ein. 5) Oviductus; geht hervor aus der Vereinigung der beiden vésicules vaginales; nimmt den Verbindungsgang der poche copulatrice, die „trompes" und die beiden andern vésicules auf. — Die Beschreibung der unter 2 und 3 angeführten Theile lässt deren Bestimmung nicht klar erkennen; der eine muss die Kittdrüse, der andere das Receptaculum seminis sein, da dieses sonst nicht erwähnt ist und, wie schon v. Siebold (6) hervorhebt, frühere Darstellungen meist ein unvollkommnes Bild von diesem Apparat geben und ihn zum Theil für eine Bursa copulatrix und für ein Kittorgan halten. Dufour nennt das Receptaculum fortwährend glande sébifique. Lange Zeit ist es überhaupt ganz unbeachtet geblieben.

Nach Burmeister (4) erinnert die äussere Gestalt der Genitalorgane der Trichopteren auffallend an die der Schmetterlinge; indess habe diese Aehnlichkeit nur die Bedeutung der Analogie und bezeichne keineswegs ein verwandtschaftliches Verhältniss, was weiter am Bau der Mundtheile, der Flügel, der innern Organe und an der Metamorphose erörtert wird. Der Verf. kommt aber im Verlauf der Schilderung der innern Theile immer auf die Aehnlichkeit mit Schmetterlingen zurück. Er beschreibt dann die männlichen Organe im Anschluss an die Beobachtungen von Pictet und berichtigt dessen Anschauung, dass die Erweiterung am Penisgrund eine Samenblase sei, dahin, dass sie eine mit vielen Muskeln in Verbindung stehende, kolbige Anschwellung des Penis ist. Was Pictet als Samengefässe bezeichnet hat, nennt Burmeister Samenblasen und beschreibt sie als ein Paar kurzer, eiförmiger Taschen, die sich mit einem kurzen, engen Stiel in die Vasa deferentia einsenken. Das Vas deferens war vor der Einsenkungsstelle wohl noch sechsmal so lang wie von da bis zur Bildung des Ductus ejaculatorius, dessen ganze Länge die des Vas deferens von der Einmündung der Samenblase bis zum Ductus ejaculatorius um ein Geringes übertrifft. — Die „kurzen, eiförmigen Taschen" sind offenbar die auf Taf. 19, Fig. 52 abgebildeten, geräumigen Drüsenanhänge mit ihren engen Ausführungsgängen; zu den Vasa deferentia sind auch die paarigen Drüsen gerechnet. — Die Hoden fand Burmeister ebenfalls als zwei weisse, nierenförmige Körper, aus deren Mitte, da, wo das „Nierenbecken" liegt, das sehr enge Vas deferens hervorgeht. Den

feinern Bau des Hodens erkannte er „sehr bestimmt“ und sah, dass derselbe, ebenso wie das Vas deferens, aus 2 Häuten bestand. Die äussere derbere, aber klare Haut war straff angespannt und bildete die bestimmten Umrisse des Hodens. Die innere, welche ebenfalls als eine nierenförmige, blinde Tasche erschien, hatte einen bei weitem grössern Umfang und lag, in mehrere Nebentaschen zusammengefaltet, ringsum frei in der Höhle der äussern. Eine Fortsetzung dieser innern, lockern, opaker weiss gefärbten Hodenhaut ist dann die innere Haut des Vas deferens. Von zipfelförmigen Drüsen war also im Hoden keine Spur.

Die weiblichen Geschlechtstheile bestehen im reifen Lebensalter aus 2 grossen Eierstöcken, auf deren röhrenförmigem Ausführungscanal die kurzen Eiröhren reihenweise aufgesetzt sind. Jedes Eirohr enthält 3 mässig, aber successiv mehr entwickelte Eierkeime und ausserdem einen feinen Endfaden, in dem die Keimbläschen noch ohne Dotter und Eiweiss enthalten sein dürften. Hierin herrscht also (nach Burmeister) eine bedeutende Analogie mit dem Typus der Orthopteren und Libellulinen, was sich von dem männlichen Organ nicht behaupten lässt. Die Ausführungsgänge beider Ovarien verengen sich nach unten und gehen alsbald in die kurze, aber weite Scheide über. Die Anhänge an derselben sind zahlreich und beträchtlich, aber, wie es scheint, sehr verschieden nach den Gattungen. Des weitern schliesst sich Burmeister dann Pictet an, da er selbst bisher weibliche „Frühlingsfliegen“ nicht untersucht hat.

Auch in dem Wagner'schen Lehrbuch der Anatomie (5) werden die Trichopteren in Verbindung mit den Neuropteren behandelt: „Bei den Phryganeen wird die Samentasche ein höchst zusammengesetzter Apparat. Die eigentliche Bursa seminalis ist bei *Hydropsyche* ein kleines, horniges, nicht sehr lang gestieltes Bläschen, das von einer zweiten, ebenfalls hornigen, grössern und länglichen Kapsel umgeben wird und an dem obern Ende seines Ausführungsganges ein kurzes, dünnes, fadenförmiges Gefäss aufnimmt. — Die äussern, dickwandigen Bedeckungen dieses Apparats verlängern sich noch über ihn hinaus und erweitern sich dann zu einer bedeutend grossen, öfters eingeschnürten, oblongen Blase, in deren untern Theil ein langes, fadenförmiges Gefäss mündet, das die Blase vielfach umspinnt. — Unter dieser Samentasche finden sich noch 2 unpaarige Anhangsorgane der Scheide, deren oberes ein rundes, kurz gestieltes Bläschen mit körnigem Inhalt, eine Begattungstasche, zu sein scheint. Das untere ist ein beträchtliches, mit langen, fingerförmigen Anhängen versehenes Absonderungsgefäss, das einen zähen, eiweissartigen Schleim enthält.“ — Weibchen von *Hydropsyche* zu untersuchen, hatte ich keine Gelegenheit, kann also auch nicht feststellen, was es für eine Bewandtniss mit der doppelten Kapselwand jener Bursa seminalis hat, die der Bursa copulatrix entspricht. Das kurze, dünne, fadenförmige Gefäss ist das Flagellum am Bursahals, das lang gestielte Bläschen der Vorraum der Bursa, während die öfter eingeschnürte, oblonge Blase als der eigentliche Bursasack mit den Schlingen der Anhangsdrüse zu erkennen ist. Das runde, kurz

gestielte Bläschen entspricht dem Receptaculum, das zuletzt erwähnte der Kittdrüse.

In der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere von Siebold (6) ist gleichfalls von den Trichopteren in Zusammenhang mit den Neuropteren die Rede. „Bei Phryganiden inseriren eine sehr grosse Zahl von Eierstocksröhren einzeilig an die beiden Tuben. — Das Receptaculum zeigt sich bei Phryganiden noch zusammengesetzter, indem ausser einer langen, vielfach verschlungenen Glandula appendicularis, welche in den Hals oder Grund der Capsula seminalis mündet, an dem untern Ende des Ductus seminalis noch ein zweiter, gewundener Drüsencanal und ein kurz gestielter Behälter angebracht ist, der vielleicht einer Begattungstasche entspricht. — Kittorgane sind bei den Phryganiden in Form von 6 fingerförmigen Drüsenschläuchen vorhanden. Mittels derselben hüllen die Weibchen ihre Eier in eine im Wasser aufquellende Gallertmasse." — Auch hier ist kein scharfer Unterschied zwischen Bursa copulatrix und Receptaculum seminis zu erkennen, und die Beschreibung des männlichen Genitalapparats ist so allgemein gehalten, dass etwas Besonderes für die Trichopteren nicht gegeben wird. „Die männlichen Organe der übrigen Neuropteren (ausser *Panorpa*) bestehen aus 2 Büscheln länglicher oder runder Schläuche. Die beiden kurzen Samenleiter nehmen an ihrem untern Ende stets die Mündungen zweier eiförmigen oder länglichen Drüsenschläuche auf."

Mehr, als diese ältern Autoren bieten, findet sich über den Genitalapparat der Trichopteren auch in neuern Schriften nicht. Erst Zander (7) hat die männlichen Genitalanhänge dieser Gruppe einer eingehenden vergleichenden Untersuchung unterzogen und auch einiges über den innern Geschlechtsapparat mitgetheilt.

Die allgemeinen Ergebnisse der Untersuchung der wenigen vorstehenden Trichopteren lassen sich in Folgendem zusammenfassen:

Die Lage des stets paarig vorhandenen Hodens im Abdomen ist keine allgemein bestimmte. Er besteht aus einer je nach den einzelnen Arten verschiedenen Zahl von meist dicht bei einander liegenden Follikeln, deren Fettkörperumhüllung mitunter eine besondere Lage bildet. Seine Wandung bilden platte Epithelzellen, die in die Wand der sich anschliessenden Ausführungsgänge übergehen. Diese beginnen an je einem Follikel mit breitem Calyx, dem sich ein kurzes, als Vas efferens zu bezeichnendes Canalstück anschliesst. Alle Vasa efferentia vereinigen sich jederseits zu einem Vas deferens. An den starkwandigen Vasa deferentia, die sich durch ihre Länge auszeichnen und dem entsprechend viele Windungen bilden, kann man in den meisten Fällen histologisch mehrere Abschnitte unterscheiden, die aber nicht scharf getrennt sind, sondern in einander übergehen. In ihrem mittlern Theil scheint Bildung von Schleifen und Knäueln charakteristisch zu sein. Eigenartig an diesen Ausführungsgängen ist ferner, dass sie vor ihrem Ende in einen engen, in manchen Fällen sogar äusserst dünnen Canal mit verhältnissmässig starker Wandung übergehen und sich in dieser Gestalt mit den paarigen Drüsen in deren mittlerm Theil vereinigen.

Letztere erscheinen mit ihren Anhangsdrüsen nach den vorliegenden Untersuchungen in zweifacher Gestalt: entweder als einfache, schlauchförmige Gebilde oder als ein System von mehreren Drüsenräumen, von denen der das geschlossene Ende bildende sackförmig ist. Die Drüsenschläuche der ersten Art sind stets bedeutend in der Länge entwickelt, wobei grössere und kleinere Windungen gebildet werden, und besitzen auch in ihrem Anfangstheil (accessorische Drüsen) eine stärkere, meist aus Cylinderzellen bestehende Wand, die ein oft erweitertes Lumen einschliesst. Die paarigen Drüsen der zweiten Art beginnen (in ihren Anhangsdrüsen) in Gestalt eines Sackes mit dünner Wandung aus platten Zellen mit eben solchen Kernen, die an ihrem Uebergang in einen sich mitunter anschliessenden nächsten Abschnitt cylindrisch werden mit entsprechenden, zugespitzten Kernen und in diesem Abschnitt eine intensive Secretionsthätigkeit erkennen lassen. Die Zellen bieten hier mit ihren spitz ausgezogenen Plasmafortsätzen ein ganz charakteristisches Bild (Taf. 17, Fig. 1 g, Fig. 4 d'). Hieran kann sich noch ein zum zweiten Drüsensack gehöriges Stück anschliessen, welches dann das Vas deferens aufnimmt. Die Theile des paarigen Drüsenapparats dieser letztern Art sind stets knieförmig gebogen an einander gelegt.

Die paarigen Drüsen vereinigen sich zu einem mehr oder weniger stark entwickelten Ausführungsgang. Er ist bei manchen Formen sehr lang, bei andern sehr kurz und zeigt wenigstens in seinem sich dem Ductus ejaculatorius anschliessenden Mündungstheil eine starke Wand mit cylindrischen, zugespitzten Kernen, die kurz vor der Mündung in jenen Gang in innere Längsfalten gelegt ist.

Der Ductus ejaculatorius ist bei Trichopteren stark entwickelt und besitzt eine dicke, innen mit einer starken Lage farblosen Chitins ausgekleidete Wandung, die von einer starken Ringmusculatur umgeben ist. Er tritt in die Basis des chitinisirten Penisrohrs ein.

Die äussere Gestalt und Gliederung des Penis der Trichopteren ist von Zander (7) beschrieben worden. Schnittserien lassen in Ergänzung dazu erkennen, dass dort, wo die Ringmusculatur des Ductus ejaculatorius im Basaltheil der Penisröhre aufhört, der Ductus selbst als Peniscanal, der im Ruhezustand in schwache Windungen gelegt erscheint, weiter geht und sich meist mehr oder weniger weit hinter der Mitte des Penis stark erweitert. Bis hierher begleiten ihn Längsmuskelfasern, und von deren Ursprung verläuft zuweilen im Dorsaltheil des Rohres ein kurzes Faserbündel schräg nach aussen und oben. Wo eine solche Erweiterung vorkommt, zeigen sich darin zahlreiche Buchten und Falten, und die dieselben überkleidende Chitinlamelle zeigt bei den verschiedenen Arten charakteristische Bildungen aus gelbem Chitin. Die Penismündung ist von einem mehr oder weniger stark entwickelten, zahlreiche Falten bildenden Präputialdeckel überragt. — Von äussern Muskeln des Penisrohrs findet sich am regelmässigsten um dessen basalen Theil herum ein Belag von Fasern, der sich in vier Züge theilt; das eine Muskelpaar geht schräg nach hinten und oben, das andere in entgegengesetzter Richtung zur Segmentmusculatur. —

Seine Innervation erhält der Penis vom letzten Abdominalganglion, welches von allen am grössten ist und dicht hinter dem vorhergehenden kleinsten liegt.

Während der innere männliche Genitalapparat bei den einzelnen Gattungen recht charakteristische Unterschiede zeigt, trifft das, nach den wenigen hier vorliegenden Untersuchungen, wie es scheint, für die weiblichen Organe weniger zu. — Der Ovarialapparat besteht jederseits aus einem Bündel von Eiröhren mit langen Endfäden, die bis in die ersten Abdominalsegmente zurückreichen. Die Eiröhren sitzen ihrem Oviduct, der aus einer dünnen Wand mit eiförmigen Zellen besteht, an dessen Dorsalseite hinter einander auf. Beide Oviducte vereinigen sich an einer histologisch deutlich markirten Stelle zum Oviductus communis, dessen Kerne nach seiner trompetenartigen Mündung hin mehr und mehr cylindrisch werden und in letzterer selbst unter einer dicken Lage farblosen Chitins liegen. Dieser Ausführungsgang ist vor seiner Mündung oft stark im Knie gebogen, dessen Scheitel ventral liegt; aussen umgiebt ihn eine mit der Stärke seiner Wandung zunehmende Ringmusculatur. Ein ziemlich viel anderes Bild als im Jugendstadium der Imago bietet das Ovarium im Abdomen eines vor der Eiablage stehenden Individuums, wie S. 297 für *Phryganea* beschrieben ist.

Dicht über dem Ausgang des Oviductus communis mündet ein nicht sehr grosser Sack, der morphologisch als ein Receptaculum seminis zu bezeichnen ist. Seine Innenwand trägt einen farblosen Chitinbelag, der über den einzelnen Zellen in Gestalt von stumpfen Zähnen und Höckern in das Lumen ragt. Der Ausführungsgang ist stark im Knie gebogen, doch entgegengesetzt wie der Oviduct. Er ist innen glatt, besitzt einen nach der Mündung hin verstärkten Chitinbelag und ist von einer Ringmuskelschicht umgeben, die im Mündungsgebiet unmittelbar mit derjenigen des Oviducts in Zusammenhang steht.

Die nächste dorsalwärts gelegene Mündung gehört der Bursa copulatrix an. Letztere ist das in seinen einzelnen Theilen am meisten differenzirte Organ des weiblichen Geschlechtsapparats und besteht in ihrem Haupttheil aus einem geräumigen, mehr oder weniger grosse Divertikel bildenden Sack, dessen stark chitinisirte Innenwand Höcker, Zähnchen, Stacheln u. s. w. trägt. Ein Muskelbelag ist nur schwach entwickelt. Dieses Corpus der Bursa geht nach aussen hin in einen Vorraum über, dessen Wand in grosse, gerundete Falten gelegt ist; innen sind dieselben mit einer glatten Lage farblosen Chitins bedeckt, während aussen die Fortsetzung der dünnen Muskelbekleidung des eigentlichen Bursasackes liegt. In Ermangelung einer andern Bezeichnung mag der Vorraum der Bursa als deren Atrium bezeichnet werden. Wo sich an dieses der ausführende Canal, die Cervix, anschliesst, findet sich constant ein kurzer, kegelförmiger Abschnitt, der von starkem, gelbem Chitin ausgekleidet wird und scharf abgegrenzt ist. Schon vor diesem Ring beginnt die Muskelbedeckung stärker zu werden, die sich nun als dicke Lage von Ringmuskelfasern auf die innen mit einer ebenfalls dicken Lage farblosen Chitins ausgekleidete Cervix fortsetzt, deren Durchmesser zunächst noch wächst und erst dann abnimmt,

nachdem sich von diesem Haupttheil ein dünner, ziemlich langer und gewundener Anhangscanal, das Flagellum, abgezweigt hat, der innen ebenfalls chitinisirt ist und blind endigt. Hinterher wird auch der Muskelbelag und das Lumen des Hauptganges schwächer, und seine Mündung liegt bedeutend entfernt von denjenigen der beiden zuerst beschriebenen Genitalcanäle.

Die Bursa copulatrix besitzt eine stark entwickelte Anhangsdrüse, welche histologisch allmählich aus ersterer hervorgeht und bei allen Formen den gleichen charakteristischen Querschnitt zeigt. Auch der innere, helle Chitinsaum derselben mit den Ausscheidungen von sich intensiv färbenden Secretkörnchen ist für sie bezeichnend. Ganz eigenartig scheint das Schicksal dieses Drüsenschlauches im reifen weiblichen Abdomen zu sein, wie es bei *Phryganea* beobachtet wurde. Hier ist von diesem Organ nichts mehr zu sehen. Dagegen fallen bei genauerer Betrachtung zwischen den untern Theilen der Eiröhren unregelmässige, runde Ballen von Gewebselementen auf, wie Taf. 19, Fig. 51 einen solchen im Schnitt darstellt. Diese Ballen zeigen im Innern glänzende, braune Körnchen von verschiedener Grösse und grössere, fein granulirte Kerne. Zellgrenzen sind nicht wahrzunehmen, und jene Elemente liegen regellos durch einander. Nur an manchen Ballen scheint noch der Rest eines Lumens sowie an deren Peripherie Rudimente von Kernen einer Bindegewebshülle vorhanden zu sein, unter welcher eine Randzone ohne Kerne zu erkennen ist. Einen Zusammenhang haben diese Ballen nicht; aber ihre histologische Erscheinung und ein Vergleich von Schnitten aus verschiedenen Altersstadien lässt sie als Zerfallsproducte des in Rede stehenden Drüsenschlauches erscheinen. Die merkwürdigste Erscheinung aber ist die, dass sich die einzelnen Ballen an die untern Abschnitte der Eiröhren legen und hier mit einer Eizelle, nie mit den Dotterelementen verschmelzen (Taf. 19, Fig. 47).

Auch die am weitesten nach aussen mündende, dorsalgelegene Kittdrüse, Glandula sebacea, ist beim jugendlichen Weibchen wenig auffallend, da ihre aus mehr oder weniger cylindrischen Zellen bestehenden Wände stark in einander gefaltet sind. Im reifen Zustand dagegen, wo sie ganz mit Secret gefüllt ist, bietet sie bei allen Trichopteren die Eigenthümlichkeiten, wie sie S. 299 für *Phryganea* beschrieben wurden. Die Wand des Ausführungsganges (Ductus sebaceus) der Kittdrüse ist nicht drüsiger Natur und wird von einer nach der Mündung hin stärker werdenden Ringmusculatur umgeben. Vor ersterer bildet der Gang ein oft sehr stark gebogenes Knie, dessen Convexität nach oben zeigt.

Alle die erwähnten Genitalgänge münden in einen gemeinsamen Vorraum unterhalb des Analsegments, der mit Rücksicht auf eine entsprechende Bildung bei Lepidopteren als Vestibulum zu bezeichnen ist.

Es liegt zum Schluss nahe, einen Vergleich über das morphologische Verhalten des Genitalapparats der Lepidopteren zu dem der Trichopteren anzustellen. Wie bereits Zander (7) am Bau der männ-

lichen Genitalanhänge und des Chitingerüsts des Penis von Trichopteren gezeigt hat, entsprechen diese Bildungen vollständig dem Typus derselben bei Lepidopteren. Auch der innere männliche Apparat zeigt im Allgemeinen dieses Verhalten. Ist auch der Lepidopterenhoden in seiner typischen Form paarig im Gegensatz zu dem unpaaren der Trichopteren, so findet sich doch bei Schmetterlingen die ursprüngliche Paarigkeit des Organs durch eine Art Raphe angedeutet, wie ja auch doppelter Hoden sowie Trennung desselben in einzelne Follikel bei gewissen Schmetterlingen bekannt sind (8). Während die Vasa deferentia der seiner Zeit von mir untersuchten Mikrolepidopteren (9) nur kurz sind und mit einer blasenartigen Erweiterung in die paarigen Drüsen münden, sind diejenigen der Trichopteren sehr lang und gewunden und endigen nicht unter Erweiterung, sondern unter oft sehr bedeutender Verdünnung in den paarigen Drüsen, die im Allgemeinen denselben Bau wie bei Mikrolepidopteren zeigen. Sie tragen aber bei letztern noch eine stark in der Länge entwickelte Anhangsdrüse, welche in dieser Form den Trichopteren fehlt, jedoch bei manchen Arten als sackartige Bildung auftritt, bei andern dadurch angedeutet erscheint, dass die paarigen Drüsen in einem grossen Theil ihres Anfangstheils aus andern Zellen bestehen als in dem Abschnitt, der um das Mündungsgebiet der Vasa deferentia herum liegt. Der unpaare Ausführungsgang, an dem sich bei Mikrolepidopteren drei scharf getrennte Theile unterscheiden lassen, ist bei Trichopteren sehr einfach gebaut, und der Ductus ejaculatorius zeigt in beiden Gruppen dieselbe Gestalt.

Etwas schwieriger lässt sich ein Vergleich der weiblichen Organe durchführen. Die Eiröhren beginnen bei Trichopteren im Gegensatz zu Lepidopteren (10) mit langem Endfaden und vereinigen sich nicht wie bei letztern an einer Stelle zum jederseitigen Oviduct, sondern sitzen demselben an dessen Dorsalseite auf. Alle Genitalcanäle münden, mit der bekannten Ausnahme der Bursa copulatrix der Schmetterlinge, in beiden Gruppen in einen Raum, der, entsprechend diesem Vorkommen bei Lepidopteren, auch bei Trichopteren als Vestibulum bezeichnet werden muss. Dorsal liegt eine überall stark entwickelte Kittdrüse, die bei Mikrolepidopteren aus 2 Säcken mit Anhangsdrüsenschläuchen und gemeinsamem Ausführungsgang besteht, bei den Trichopteren dagegen ein Medianstück mit mehreren symmetrischen Theilen darstellt, dessen Ausführungsgang keinerlei Secretionsthätigkeit zeigt. Während der Oviductus communis der Schmetterlinge seine Mündung zwischen denen des Receptaculum

seminis und Ductus seminalis der Bursa copulatrix hat, liegt diese bei Trichopteren am weitesten ventral, ist aber mit dem anhängenden Ovarialapparat wie bei erstern gebaut.

Bei Lepidopteren geht die Cervix der Bursa copulatrix unmittelbar nach aussen und ist der am tiefsten liegende Canal; darüber liegt, aber durch den Oviduct getrennt, das Receptaculum seminis. Bei Trichopteren ist die Lage dieser beiden Theile eine umgekehrte, und auch in ihrem Bau zeigen sich für beide Gruppen Unterschiede. Das Receptaculum der Mikrolepidopteren besteht aus der Lagena receptaculi, ihrer Anhangsdrüse und einem Ausführungsgang mit eigenthümlicher, spiraliger Verdickung seiner chitinisirten Innenwand. Dem Receptaculum der Trichopteren fehlt eine Anhangsdrüse, und auch eine Unterscheidung in drei Abschnitte des bei beiden Gruppen von einer Ringmusculatur umgebenen Ausführungsganges ist bei Trichopteren nicht vorhanden.

Abgesehen von der bei Schmetterlingen getrennt liegenden Mündung der Bursa copulatrix [1]) ist das Corpus derselben bei Trichopteren dem der Lepidopteren sehr ähnlich. Es fehlen aber bei letztern die grossen Divertikel sowie die lange Anhangsdrüse, und auch die Cervix bietet ein anderes histologisches Bild als der entsprechende Ausführungsgang bei Trichopteren, dessen stark chitinisirte Innenwand im Querschnitt stets kreisrund ist. Auch das von diesem Canal sich abzweigende dünne Flagellum fehlt den Lepidopteren, ist aber vielleicht ihrem Ductus seminalis homolog und sein blindes Ende durch das Einmünden der Bursa in das Vestibulum der Trichopteren erklärlich. Ferner ist bei Mikrolepidopteren jenes Atrium der Bursa mit dem charakteristischen Chitinring vor der Mündung nicht vorhanden; vielleicht aber haben wir an der in beschriebener Weise umgestalteten Trichopterenbursa diejenigen Theile des Receptaculums der Schmetterlinge zu suchen, die bei Trichopteren fehlen, nämlich Anhangsdrüse, Spiralgang (in Gestalt des Chitinringes des Atriums) und einzelne Theile des ausführenden Canals.

Es finden sich also alle Theile des weiblichen Genitalapparats der Mikrolepidopteren bei Trichopteren wieder, aber in anderer Lage und ihrem Zweck entsprechend modificirt. Dadurch nähert sich ihr Bau

---

1) Die bei den meisten Schmetterlingen sich findende doppelte Geschlechtsöffnung ist nach Petersen (7) eine secundäre Erwerbung. Bei einem geringen Theil von Gruppen findet sich nur eine einzige Oeffnung.

demjenigen der Neuropteren, deren Genitalapparat ich gegenwärtig der Untersuchung unterziehe.

Hohenfelde i. Pommern, 16. Juli 1903.

Literaturverzeichniss.

1) De Geer, Ch., Abhandlungen zur Geschichte der Insecten, V. 2, Leipzig 1779.
2) Gaede, H. M., Beiträge zu der Anatomie der Insecten, Altona 1815.
3) Pictet, F. J., Recherches pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Phryganides, Genève 1834.
4) Burmeister, H., Handbuch der Entomologie, V. 2, Berlin 1839.
5) Wagner, R., Lehrbuch der Anatomie der wirbellosen Thiere, Leipzig 1843.
6) v. Siebold, C. Th., Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Thiere, Berlin 1848.
7) Zander, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren, in: Zeitschr. wiss. Zool., V. 70, Leipzig 1901.
8) Petersen, W., Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg, (7) V. 9, Pétersbourg 1900.
9) Stitz, H., Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat., 1900.
10) —, ibid., V. 15, 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 17—19.

Tafel 17.

Fig. 1 [1]. Schema des männlichen Genitalapparats von *Phryganea striata*, 1. Abschnitt. a Hoden mit anschliessendem b Calyx und Vas efferens, c, d, e Vas deferens, f Anhangsdrüse.

Fig. 2. Dasselbe, 3. Abschnitt. Unpaares, ausführendes Drüsensystem. c Ductus ejaculatorius.

1) Die Linien an den einzelnen Theilen der schematischen Zeichnungen weisen auf die betreffenden Querschnitt- oder Längsschnittbilder der Abschnitte hin, die deswegen in der Tafelerklärung nicht besonders aufgeführt sind.

Fig. 3. Dasselbe, 2. Abschnitt. * die Stelle, wo der Anschluss einer der hier dargestellten paarigen Drüsen an die vorige Figur liegt, deren Umrisse hier zum Theil punktirt sind.

Fig. 4. Schema des männlichen Genitalapparats von *Leptocerus aterrimus*. a, b Vas deferens, c, d Anhangsdrüse, e paariger Drüsenschlauch, f unpaarer Ausführungsgang, g Ductus ejaculatorius.

Fig. 5. Schema des männlichen Genitalapparats von *Limnophilus bipunctatus*. d', e'', e' die entsprechenden Theile von *L. vittatus*, h Ende einer der paarigen Anhangsdrüsen von *L. vittatus*.

Fig. 6. Schema des männlichen Genitalapparats von *Hydropsyche guttata*. a Vas deferens, b Anhangsdrüse, c ausführender Canal derselben, d unpaarer Ausführungsgang, e Ductus ejaculatorius.

Tafel 18.

Fig. 7. Schema des männlichen Genitalapparats von *Molanna angustata*, 1. Abschnitt. a, b, c, d, e Vas deferens, f Theil der Anhangsdrüse, die in die paarige Drüse übergeht.

Fig. 8. Dasselbe, 2. Abschnitt. f Theil der Anhangsdrüse, die in die paarige Drüse übergeht, g Endstück der letztern, h paarige Drüse, i unpaarer Ausführungsgang, k Ductus ejaculatorius.

Fig. 9. Längsschnitt durch den Penis von *Phryganea striata*. *De* Ductus ejaculatorius, *Lm* Längsmuskelfasern des Peniscanals, *Pk* Peniscanal, *O* Penisdeckel, *Tm* queres Muskelbündel, *C* Chitinleiste, *D* einer der beiden ventralen Chitinzähne, *a*, *b* Chitinplatten.

Fig. 10—13. Querschnitte durch den Penis von *Phryganea striata*. Bezeichnungen der vorigen Figur entsprechend.

Fig. 14. Längsschnitt durch den Penis von *Leptocerus aterrimus*. Bezeichnungen wie Fig. 9.

Fig. 15. Längsschnitt durch den Penis von *Limnophilus bipunctatus*. *De* Ductus ejaculatorius, *N*, *N'* Nerven, *Tr* Tracheen, *Lm* Längsmuskelfasern des Peniscanals, *Pk* Peniscanal, *r* Ringfalte (im Längsschnitt), *f* basale Falten (im Längsschnitt), *b* Basaltheil des Penissackes, *Bm* Basalmuskeln.

Fig. 16—18. Schematische Querschnitte durch den Penis von *Limnophilus bipunctatus*. *f* mediane Basalfalte, *f'* seitliche Basalfalte, *Pk* Peniscanal, *Bm*, *Bm'*, *Bm''* Basalmuskeln.

Fig. 19. Querschnitt durch das Penisende von *Limnophilus bipunctatus*.

Fig. 20—29. Querschnitte durch den Penis von *Hydropsyche guttata*.

Tafel 19.

Fig. 30. Längsschnitt durch das Atrium der Bursa copulatrix von *Molanna angustata*. f' Atrium, k conischer Mündungstheil.

Fig. 30a. Querschnitt durch die Wandung der Bursa copulatrix von *Molanna angustata*.

Fig. 31. Querschnitt durch die Anhangsdrüse der Bursa copulatrix von *Molanna angustata.*

Fig. 32. Längsschnitt durch den Penis von *Molanna angustata.* Bezeichnungen wie in Fig. 9.

Fig. 33—36a. Querschnitte durch den Penis von *Molanna angustata.* Bezeichnungen der vorigen Figur entsprechend.

Fig. 37. Längsschnitt durch das weibliche Abdomen von *Limnophilus bipunctatus.* a Mündung einer Eiröhre in den b Oviduct, c Oviductus communis, d Receptaculum seminis, e Ausführungsgang desselben, f Bursa copulatrix, g Beginn der Anhangsdrüse der Bursa (Querschnitt), h Querschnitt der Drüse in ihrem weitern Verlauf, i Atrium der Bursa copulatrix, k kegelförmiges Ende derselben, l, m Ausführungsgang der Bursa (Querschnitte), o Kittdrüse, p Ausführungsgang derselben, q Flagellum am Ausführungsgang der Bursa (Querschnitt).

Fig. 38. Schema des weiblichen Genitalapparats von *Limnophilus bipunctatus.* Bezeichnungen der vorigen Figur entsprechend.

Fig. 39—45. Querschnitte durch das weibliche Abdominalende von *Limnophilus bipunctatus.*

Fig. 46. Längsschnitt durch ein Ovarialfach von *Phryganea striata.*

Fig. 47. Ei von *Phryganea striata* mit Zellenballen (vgl. Text S. 309).

Fig. 48. a Endfaden einer Ovarialröhre von *Phryganea striata,* b Endkammer davon.

Fig. 49. Querschnitt durch das Flagellum am Ausführungsgang der Bursa copulatrix von *Phryganea striata.*

Fig. 50. Querschnitt durch die Anhangsdrüse der Bursa copulatrix von *Phryanea striata.*

Fig. 51. Querschnitt durch einen der S. 309 erwähnten Zellenhaufen (vgl. Fig. 47).

Fig. 52. Kittdrüse des weiblichen Genitalapparats von *Phryganea striata*; natürliche Grösse nach Quellung in Wasser; die in der Zeichnung nach oben gerichteten Spitzen liegen im Abdomen proximal. a Von der Dorsalseite, b von der Ventralseite, c Wand derselben nach der Secretionsthätigkeit.

Fig. 53. Schematischer Querschnitt durch das weibliche Abdomen von *Phryganea striata* in reifem Zustand; die 5 grossen weissen Felder sind Querschnitte der Kittdrüse.

Fig. 54—56. Querschnitte durch das weibliche Abdominalende von *Phryganea striata.*

Fig. 57. Längsschnitt durch die Wandung der Bursa copulatrix von *Phryganea striata.*

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Neue Beiträge zur Kenntniss der Enteropneusten.

III. Eine neue Enteropneustenart aus dem Golf von Neapel,

nebst Beobachtungen über den postbranchialen Darm der Ptychoderiden.

Von

Prof. Dr. **J. W. Spengel** in Giessen.

Hierzu Tafel 20—22 und 10 Abbildungen im Text.

Bei einem Besuch, den ich im Frühjahr dieses Jahres der Zoologischen Station in Neapel machte, gab mir Herr Dr. Lobianco ein von ihm conservirtes Bruchstück eines Enteropneusten, das am 2. August 1900 vor der Mergellina in einer Tiefe von 11 m erbeutet worden war. Dasselbe, nach Behandlung mit Cocain in Pikrinsäure fixirt und von einer Gesammtlänge von etwa 10 cm, umfasste die Eichel, den Kragen und die Kiemenregion, und das Uebrige entfiel auf die Genitalregion. Abgesehen davon, dass deren Hinterende nicht vorlag, war selbst diese schon so bedeutende Länge sicher noch nicht die volle Länge der Genitalregion, da sich bei näherer Untersuchung des Objects erwies, dass es aus zwei Stücken bestand, von denen das hintere fast 4 cm des Vorderstückes in seinen Darmcanal aufgenommen hatte. Es kommt also der Genitalregion allein eine Länge von beinahe 12 cm zu. Diese machte für sich allein schon die Zugehörigkeit der Form zur Ptychoderidengattung *Glossobalanus* wahrscheinlich, für deren meiste Arten [*Gl. minutus* (Kow.), *Gl. sarniensis* (Koehler) und *Gl. ruficollis* (Willey)] eine sehr bedeutende Länge der Genitalregion oder des postbranchialen Abschnitts des Thorax zu den sehr charakteristischen Merkmalen gehört. Nur *Gl. hedleyi* besitzt nach der Beschreibung von Hill (die ich nach einem mir durch die Güte des Autors vorliegenden Exemplar durchaus bestätigen kann) eine sehr kurze Genitalregion (Hill, 1898, p. 208). Ferner stimmt der kurze branchiale Abschnitt des Thorax (Fig. A), der von aussen ein länglich dreieckiges Kiemenfeld erkennen lässt, von etwa 8 mm Länge zu 3 mm

Breite, ebenfalls für die Mehrzahl der Gattungsgenossen überein; nur *Gl. hedleyi* weicht auch in diesem Punkte ab, indem er ein sehr langes (3,3 cm) Kiemenfeld besitzt. Die Form des Kragens, der sehr lang gestreckt und grossen Theils cylindrisch, vorn stark trichterförmig erweitert und gefaltet ist, weist besondere Aehnlichkeit mit dem von *Gl. sarniensis* auf, dem die Art auch in Bezug auf ihre Grössenverhältnisse am nächsten kommt. Dagegen unterscheidet sie sich von diesem sehr stark durch die Beschaffenheit ihrer Genitalwülste[1]), die in der ganzen Ausdehnung des Thorax nur sehr gering bleiben, etwa so, wie sie bei *Gl. sarniensis* im hintern Theil der Genitalregion sind. Die Eichel ist verhältnissmässig sehr klein, 7 mm lang, war aber ziemlich stark beschädigt und mag daher im normalen Zustand wohl etwas grösser sein.

Nach einer mir später zugegangenen, von Herrn Merculiano nach dem Leben gezeichneten Abbildung in natürlicher Grösse — deren Veröffentlichung ich mir für eine spätere Gelegenheit vorbehalte — war die Färbung lebhaft orangeroth, der Kragen mehr gelblich, die Eichel ganz blass.

Diese äussern Merkmale genügen ohne Zweifel, um die Art als neu zu bezeichnen. Ausserdem ist sie sicher neu für den Golf von Neapel, in dem aus der Gattung *Glossobalanus* bis jetzt nur *Gl. minutus* (Kow.) bekannt war. Dass die Beobachtung eines Thieres, das in so unmittelbarer Nähe der Zoologischen Station, an einem Fundort, in dessen Umgebung auch *Balanoglossus clavigerus* bisweilen angetroffen ist, sich bis jetzt auf ein einziges Exemplar beschränkt, ist sicher auffallend und ein neuer Beweis dafür, dass die Fauna des Golfes von Neapel, selbst was grössere Thierformen betrifft, noch keinenfalls erschöpfend bekannt ist.

Von den äussern Merkmalen habe ich nur noch die Haut zu besprechen.

Am Kragen (Fig. A) macht sich eine hintere Ringfurche in einem Abstand von etwa $^1/_2$ mm vom Hinterende und davor in wenig grösserer Entfernung eine zweite, sehr viel schwächere, bemerklich.

1) Für individuell möchte ich die starke Asymmetrie der Genitalwülste in der Kiemenregion halten: der linke bleibt bis gegen das Hinterende sehr schmal, während der rechte schon bald nach deren Mitte sich bedeutend zu verbreitern beginnt. In der postbranchialen Region gleicht dieser Unterschied sich allmählich wieder aus. Die Form der später zu besprechenden Querschnitte durch die Kiemenregion wird natürlich dadurch beeinflusst.

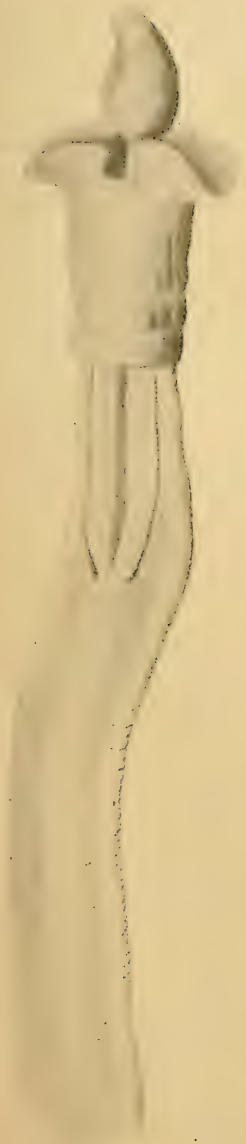


Fig. A.

Fig. B.

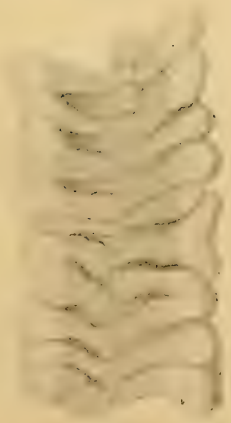


Fig. C.

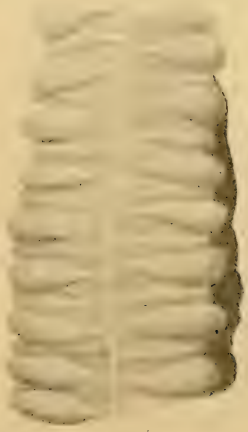


Fig. D.

Am Thorax ist eine durch Drüsenwülste hervorgerufene Ringelung vorhanden, die im branchialen Abschnitt mancherlei Unregelmässigkeiten (Fig. A) aufweist und auch auf dem Kiemenfeld (Fig. B)

keinerlei Symmetrie und strenge, auf eine Segmentirung zu beziehende Regelmässigkeit erkennen lässt. Auf der Dorsalseite der Genitalregion (Fig. C) sind die Drüsenwülste grossen Theils nahezu symmetrisch angeordnet, aber nach den Seiten zu treten allerlei Verschmelzungen, Theilungen, Einschaltungen etc. auf. Sehr auffallend ist endlich das Verhalten auf der ventralen Seite der Genitalregion (Fig. D). Hier beobachtet man zunächst auf beiden Seiten ein annähernd regelmässiges Abwechseln von dickern und dünnern Wülsten, von denen zwei der erstern nach den Seiten zu immer einen der letztern überdecken. Ferner wechseln die Drüsenwülste der rechten und der linken Seite, welche sich alle gegen den ventralen Nervenstamm zu verschmälern, fast regelmässig mit einander ab. Mir ist eine solche Anordnung, die sicher bei *Gl. sarniensis* nicht vorkommt, bis jetzt von keiner Enteropneustenform bekannt.

Ueber den innern Bau hat meine Untersuchung, die sich naturgemäss wesentlich nur auf eine Querschnittreihe beziehen konnte, Folgendes ergeben.

Die Eichel.

Die Epidermis ist sehr dick — bis ca. 0,15 mm — und reich an Drüsenzellen, welche die oberflächliche Hälfte fast vollkommen einnehmen (s. u., histologische Bemerkungen), während sie in die untere, an Kernen reiche Hälfte nur spärlich eindringen. Am Grunde liegt eine kräftige Nervenfaserschicht.

Nach innen von der darauf folgenden, von Blutgefässen durchsetzten Grenzmembran findet sich eine sehr dünne Ringmusculatur, die meistens nur eine oder wenige Fasern dick ist und kaum mehr als $^1/_{15}$ der Dicke der Epidermis (einschliesslich Nervenfaserschicht) erreicht. Die Längsmusculatur ist in Folge der Verletzung der Eichel nicht gut erhalten, doch ist nirgends ein Anzeichen vorhanden, dass sie in radiäre Bündel gespalten war, was man vermuthen sollte, weil gegen die Basis der Eichel, nach hinten von dem Ursprung der Muskelfasern, eine sehr deutliche Zellenlage an deren Stelle auftritt, die äusserst regelmässig in niedrige Radiärfalten gelegt ist (Fig. 25). In dieser Gegend machen die Ringfasern auf manchen Stellen den Eindruck, als wären sie reicher entwickelt, um einen Sphincter zu bilden, an denjenigen von *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. erinnernd, jedoch immer weit schwächer. Allein es kann wohl sein, dass es sich nur um Ringfalten der Muskelschicht handelt; ich kann das leider nicht sicher entscheiden, da mir nur das eine Exemplar zur Verfügung

stand und ich daher Längsschnitte, die für die Lösung dieser wie so mancher andern Fragen sehr wichtig gewesen sein würden, nicht anfertigen konnte.

Die Splanchnothek zeigt sich als eine wohl entwickelte Lage von Epithelzellen, deren Leiber auf dem Glomerulus und dem Eicheldarm eine gelbliche Färbung (Fig. 25) aufweisen, während die kleinen rundlichen Kerne, die darunter gelegen sind, von Hämatoxylin blau gefärbt sind. Im hintern Bereich der dorsalen Eicheltaschen zeigt das freie Ende der Epithelzellen, die hier eine gefaltete Schicht auf der dorsalen Fläche der Herzblase bilden, jene Färbung nicht. Etwas weiter nach vorn treten darunter die Querschnitte von Längsmuskelfasern auf, welche die Wand der Herzblase, soweit sie vom Glomerulus frei bleibt, bekleiden. Dass sie nicht der Herzblase, sondern der sie überziehenden Splanchnothek angehören, geht aus dem Verhalten zu der beide trennenden Basalmembran deutlich hervor.

Auf der ventralen Seite ist im hintern Theil der Eichel ein Septum vorhanden, dessen vorderer Rand, nach den Querschnitten zu urtheilen, schräg am Eicheldarm nach vorn steigt und einige grössere Gefässe umschliesst. Es ist ferner von Muskelfasern begleitet, die sich vermuthlich vor den Eichelorganen mit solchen vereinigen, die ich auf der dorsalen Seite vor der Herzblase, zwischen dieser und der Haut, antreffe und die also wohl zusammen eine dorsoventrale Muskelplatte darstellen, deren Anordnung ich aber in Folge der Verletzung der Eichel, durch welche der vordere Theil der Eichelorgane aus seiner natürlichen Lage gebracht war, nicht genau verfolgen konnte. Gegen das Hinterende des Eichelcöloms wird das ventrale Septum unvollständig, indem es sich vom Eicheldarm ablöst, bis es allmählich immer niedriger wird und schliesslich von den Falten der Längsmuskelschicht nicht mehr zu unterscheiden ist. Es bleibt also hinten ein einfaches ventrales Eichelcölom (Fig. 3 *ehv*) übrig, das allmählich immer schmäler wird und am Vorderrande der trichterförmigen Endscheibe des Skelets als ein kleiner Blindsack endigt (Fig. 4 *ehv*).

Die dorsalen Eicheltaschen zeigen in Bezug auf ihre Ausmündung das in der Gattung vorherrschende Verhalten, d. h. die rechte endigt blind, die linke dagegen setzt sich durch Vermittlung eines kleinen Verbindungsstückes in die einzige Eichelpforte fort. Diese, die also nach ihrer Verbindung mit dem Eichelcölom eine linke ist, liegt aber vollkommen median und mündet (Fig. 4) nahezu median, nur eine ganze Kleinigkeit nach links gewandt, auf der dorsalen Fläche des Eichelhalses aus. Der Eichelporus ist eine

longitudinale enge Spalte, welche sich über etwa 0,25 mm erstreckt. Sein Hinterende liegt ungefähr um die gleiche Entfernung (fast 0,30 mm) vor dem Grunde des Eichelhalses.

Nach der Verbindung des Eichelcöloms mit der Eichelpforte setzt sich die rechte Eicheltasche, ebenso wie die linke, indem beide bald ihr Lumen verlieren, von kleinen unregelmässigen Zellen ganz ausgefüllt werden und dabei allmählich enger werden, noch eine beträchtliche Strecke nach hinten fort, umschlossen von der Grundsubstanz des chondroiden Gewebes und bald kaum mehr zu unterscheiden von dessen übrigen zelligen Einschlüssen, die von hinten her, vom Vorderende der Kragencöloms, sich in dasselbe hineinschieben.

In Bezug auf das ventrale Eichelseptum, das sich, wie wir gesehen haben, sonst ganz typisch verhält, ist noch zu erwähnen, dass es bei diesem Exemplar, eventuell also bei der dadurch vertretenen Art, rundliche bis längliche zellige Körper (Fig. 24 *sv*), vielleicht einen langen und vielfach gewunden das Septum durchziehenden Zellenstrang, umschliesst. Nach meinen Präparaten stehen diese Körper weder mit dem Gewebe des Eicheldarms, noch mit der Haut in Verbindung, obgleich sie einigermaassen an den „Wurmfortsatz" des Eicheldarms erinnern, der sich bei gewissen Enteropneusten findet, namentlich wo dieser sehr eng ist und kein Lumen enthält. Indessen ist es gewiss ausgeschlossen, dass wir es mit einem solchen zu thun haben, da er von dem freien Ende des Eicheldarms, von dem jener entspringt, stets weit entfernt ist. Es wäre wieder einmal so ein Gebilde, das bei einer Neigung, im Körper der Enteropneusten Spuren einer „Chorda" zu finden (Eicheldarm = stomochord Willey, ventraler Kiel des Darmes der Caudalregion = pygochord Willey), vor dem Verdacht nicht sicher bleiben dürfte, als ein solcher Rest oder Vorläufer gedeutet zu werden. Ist doch sogar das vordere Ende der Chorda dorsalis bei Wirbelthierembryonen häufig gewunden. Die Körper erinnern ferner einigermaassen an das „pygochord" und sind wie dieses ventral von einem Theil des Darmcanals, vom Eicheldarm, gelegen, zugleich dorsal von einem andern Theil, nämlich von der Mundhöhle. Alle diese Vergleiche schweben indessen nach meiner Ueberzeugung vollkommen in der Luft, fehlt ihnen doch ein gutes morphologisches Fundament völlig, in diesem Falle sogar der Nachweis des Zusammenhangs mit dem Endoderm, der ja den Ausgangspunkt für die Deutung des — übrigens noch immer nicht sicher als endodermal nachgewiesenen — Eicheldarms oder seines „Wurmfortsatzes" (cf. Willey, 1899, p. 321) als „notochord" bildet.

Der Eicheldarm (*div*) hat einen auf dem Querschnitt ziemlich breiten und niedrigen Hals. Unmittelbar vor seiner Einmündung in den Schlund (Fig. 18) ist dessen Epithel an der ventralen Seite sehr niedrig; nach vorn zu wird es allmählich etwas höher, bleibt aber zunächst noch ganz frei von Drüsenzellen, die erst noch etwas weiter nach vorn, auch hier vereinzelt, auftreten, während sie in der dorsalen Wand bis an die Mündung in reicher Menge vorhanden sind. Gegen das Vorderende des Kragens, also eine kurze Strecke vor dem Uebergang in den Eichelhals (Fig. 7, 8), verlöthen rechts und links die gegenüber liegenden Epithelstrecken, so dass das Lumen in drei Stücke, einen medianen und zwei laterale Abschnitte, geschieden wird, die aber nach wenigen Schnitten wieder zusammenfliessen. Dann, im Eichelhals, der sehr schlank ist, wird der Eicheldarm allmählich schmäler und höher, mit einem deutlich hufeisenförmigen Querschnitt (Fig. 4—6), und bleibt so bis zum Abgang des „ventralen Blindsackes". Dieser ist stark nach hinten geneigt, so dass er auf zahlreichen Querschnitten getrennt vom Halse getroffen wird (Fig. 4). Er erreicht eine grösste Breite, die etwa das Vierfache der geringsten Breite des Halses hat, und auf der Höhe desselben ist der Sagittaldurchmesser des Eicheldarms (einschliesslich seines nun beginnenden Körpers) etwa das Dreifache der Halsbreite (Fig. 2). Im Blindsack sind zwei ziemlich geräumige Seitenhöhlen vorhanden (Fig. 3), deren Aussenwände niedrig und von einem sehr regelmässigen Epithel ganz dichter Zellen gebildet sind, während zwischen beiden der Querschnitt eine breite Masse von der bekannten, an eine Chorda dorsalis erinnernden Structur zeigt. Durch Verfolgung der Querschnittreihe lassen sich die Seitenhöhlen ganz unzweifelhaft in das Hauptlumen verfolgen; ihre Richtung ist etwas schräg von vorn dorsal und medial nach hinten ventral und lateral. Vor dem Blindsack ist der Körper auf dem Querschnitt nahezu kreisförmig, auf der dorsalen Seite etwas abgeflacht, das Lumen excentrisch, der dorsalen Seite, deren Wand ziemlich dünn ist, genähert, und dreistrahlig, aus einem dorsalen queren und einem von dessen Mitte ausgehenden ventralen medialen Theil bestehend (Fig. 24). Während er sich nun nach vorn hin allmählich verjüngt, verschwindet zunächst der letztere Theil des Lumens, und die ventrale Wand wird nach und nach dünner, bis der Eicheldarm einen Canal mit verhältnissmässig dünnen Wänden und einem weiten Lumen darstellt (Fig. 1). In den Wänden finden sich, wie auch in den weiter hinten gelegenen Theilen des Körpers, zerstreute Drüsenzellen. Gegen sein Vorderende wird der Eicheldarm allmählich noch dünner, behält dabei unzweifelhaft sein

Lumen und die Drüsenzellen bei, war aber in Folge der Beschädigung der Eichel so verkrümmt, dass ihn die Schnitte sehr schräg trafen.

Die Herzblase giebt kaum zu Bemerkungen Veranlassung. Sie hat die gewöhnliche Form und Ausdehnung und weist überall ein Lumen auf, auch in ihrem engen Hinterabschnitt, wo die von zahlreichen sich schräg kreuzenden Muskelfasern durchsetzte Zellenmasse nur die dorsalen Theile ganz erfüllt, auf der ventralen Seite aber überall einen Spalt frei lässt, der von der mit Quermuskelfasern ausgestatteten und von lockern Zellen bekleideten ventralen Wand des Organs begrenzt ist (Fig. 2—3). An der Basis der Eichel liegt auf den Querschnitten die dorsale Wand der Herzblase auf gleicher Höhe mit deren dorsalen Cölomtheilen; wenn aber im Eichelhals die dorsalen Cölomtaschen sich abgrenzen, rückt die Herzblase weiter dorsal über sie hinaus, so dass sie ziemlich weit über dieselben vorspringt (Fig. 2), wobei sie durch die Eichelpforte nach links gedrängt erscheint (Fig. 3).

Die Glomeruli (Fig. 1) haben ebenfalls die gewöhnliche Form und Ausdehnung. Sie waren vortrefflich erhalten und von Blut so angefüllt, dass die charakteristische Anordnung der Bluträume sehr gut zu erkennen war. Die Bekleidung ihrer Oberfläche durch die Splanchnothek habe ich bereits erwähnt. Während die Uebereinstimmung in der Anordnung der Gefässe, namentlich in Bezug auf die Anwesenheit weiterer oberflächlicher Gefässe, mit *Gl. sarniensis* (siehe Monogr., p. 101) sehr gross ist, vermisse ich die dort angetroffene Schicht von bindegewebigem, zum Theil faserigem Charakter, von der ich schon damals angenommen habe, dass sie nicht zum eigentlichen Glomerulus gehören werde.

Einige gute Aufschlüsse geben die Präparate über die Verbindungen der Bluträume im Bereich der Eichelorgane. Der zwischen der Herzblase und dem Eicheldarm gelegene centrale Blutraum — der von manchen Autoren als Herz gedeutet wird und ja nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch so gedeutet werden kann, indem man die Herzblase als eine Pericardialblase betrachtet (cf. Willey, 1899) — steht von Strecke zu Strecke nach beiden Seiten mit dem am Grunde des Glomerulus sich befindenden Blutsinus, indem Herzblase und Eicheldarm aus einander weichen, in Verbindung, wie ich es früher von andern Arten angegeben habe. Die Glomeruli liegen im vordern Theil der Eichelorgane ausschliesslich der Herzblase rechts und links auf (Fig. 1), und der Eicheldarm legt sich in den Einschnitt zwischen beiden hinein. Von der Stelle an, wo die Gefässe

des ventralen Septums den Eicheldarm berühren, treten aber Gefässe von den Glomeruli auch auf den letztern über und ziehen unter niedrigen Falten der diesen bekleidenden Splanchnothek nach hinten, hie und da durch Gefässe unter einander verbunden, welche den Eicheldarm umspinnen. Diese hören meisten Theils auf, wo der ventrale Blindsack auftritt und gleichzeitig die Eicheltaschen gesondert werden, und nur in den dorsalen Taschen erhält sich je ein Gefäss (Fig. 2, 3), das, dem Eicheldarm rechts und links aufliegend, sich durch den Eichelhals zum Kragen fortsetzt: die „abführenden Eichelgefässe" meiner Monographie, *rev* der Abbildungen.

Das Eichelskelet (Fig. 5—9) hat, entsprechend der schlanken Gestalt des Eichelhalses, einen ziemlich schmalen Körper. An diesen setzt sich, hauptsächlich vom ventralen Blindsack des Eicheldarms abgeschieden, eine tief trichterförmige Endscheibe (cupule, Willey, 1899) an, welche letztern aufnimmt, und darauf folgt nach hinten zu ein mächtiger, weit gegen die Mundhöhle vorspringender hoher und schmaler „Zahn" (Fig. 6—9), während an den Seiten des Körpers jederseits ein starker Flügel entspringt, der bis kurz vor der Theilung in die zwei Schenkel nach hinten reicht (Fig. 9 links bereits fehlend, rechts unmittelbar vor seinem Hinterende getroffen). Die Schenkel sind sehr dick, ihr Querdurchmesser kurz hinter der Trennung ungefähr gleich dem des Bauchmarks, während die Schenkel bei *Gl. sarniensis* nur etwas über die Hälfte des Bauchmarkschnitts erreichen. Ihr Verlauf und ihre Ausdehnung ist übrigens die gewöhnliche.

Der Kragen.

Ueber die Epidermis und ihre verschiedene Beschaffenheit in den auf einander folgenden Abschnitten kann ich in Ermanglung von Längsschnitten, welche übersichtliche Bilder geben würden, kaum etwas aussagen und übergehe sie daher mit der Bemerkung, dass mir darin nichts Besonderes aufgefallen ist. Ebenso kann ich über die Musculatur des Kragencöloms, das die gewöhnlichen Verhältnisse aufweist, und über den, wie bei allen andern *Glossobalanus*-Arten, so auch hier vorhandenen Peripharyngealraum (Fig. 17) rasch hinweggehen und mich in Bezug auf die Perihämalräume (Fig. 17, 18 *cöp'*) auf die Bemerkung beschränken, dass sie sich auch in dem Besitz einer dünnen Lage von Längsmuskelfasern an ihrer ventralen Wand an Verwandtes vollkommen anschliessen. Nur von dem Verhalten

ihres Vorderendes werde ich bei Gelegenheit der Schilderung des Gefässsystems noch zu sprechen haben. Ich kann mich daher gleich dem Kragenmark zuwenden.

Dasselbe bietet zunächst ein gewisses Interesse dar in Bezug auf die von mir für verschiedene Enteropneusten beschriebenen, von WILLEY wesentlich anders aufgefassten Epidermistaschen. Eine vordere fehlt bei *Gl. elongatus*, wie auch, soweit ich an meinen sehr mässigen Schnittserien aus alter Zeit und den ebenfalls nicht tadellosen Sagittalschnitten von dieser Art noch jetzt constatiren kann, bei *Gl. sarniensis*. Dagegen ist eine hintere Epidermistasche vorhanden, bei beiden Arten sehr kurz. Auf den ersten Blick könnte man vielleicht zweifelhaft sein, ob es sich dabei nicht um den hintern Theil des Kragenmarks handle, denn in der dorsalen Wand findet sich eine recht hohe Nervenfaserschicht. Allein diese ist, wie meine Sagittalabschnitte von *Gl. sarniensis* lehren, auch am Hinterende des Kragens sehr mächtig und zieht sich unverändert bis an den Grund der Epidermistasche, um dann sehr plötzlich an der Stelle, wo das Auftreten des bei dieser Art in der dorsalen Wand des Kragenmarks vorhandenen bräunlichen Pigments den Anfang dieses Organs deutlich bezeichnet, in die erheblich dünnere Lage von Nervenfasern überzugehen, die sich an der dorsalen Wand des Kragenmarks findet. Eine andere Grenze ist bei *Gl. sarniensis* nicht vorhanden, da hier das ganze Kragenmark (Monogr., p. 118) von einem Längscanal durchzogen ist, der an beiden Enden offen ausgeht, vorn am Grunde des Eichelhalses, hinten an dem der hintern Eicheltasche. Bei *Gl. elongatus* ist nun ebenfalls, wie wir sehen werden, im Kragenmark ein Canal vorhanden, aber dieser mündet nicht nach aussen aus, weder vorn (vgl. Fig. 7) noch hinten, sondern ist an beiden Enden eine kurze Strecke weit abgeschlossen. Es kann daher bei dieser Art gar kein Zweifel darüber bestehen, dass an das Kragenmark sich hinten eine Einstülpung anschliesst, welche nicht zum Kragenmark selbst gehört, sondern eben eine Epidermistasche ist. Der Verschluss kommt durch vollständige, keine Spur einer ursprünglich etwa vorhanden gewesenen Trennung hinterlassende Verwachsung der dorsalen und der ventralen Wand zu Stande. Es ist abermals einer der Punkte, für welche die Untersuchung von Längsschnitten sehr lehrreich gewesen sein würde.

Aber auch für die Feststellung des Verlaufs des Canals würde es ungemein wichtig gewesen sein, Längsschnitte, und zwar womöglich Horizontalschnitte, untersuchen zu können. Denn bei der Combination von Querschnitten bleiben immer gewisse Unsicherheiten, selbst wenn

nicht, wie es bei meinem Object leider der Fall ist, hie und da an den schwächsten Punkten, neben einem, wenn auch dick-, so doch zartwandigen, stellenweise drüsenhaltigen Canal mit sehr feiner Cuticularauskleidung, Zerreissungen und Spaltungen in dem Gewebe bei der Conservirung eingetreten sind. Auf den Querschnitten (Fig. 8, 9, 13—15, 17, 18) sieht man nun bald ein einzelnes Lumen, von wechselnder Gestalt und Grösse, oft ungefähr in der Mitte des Schnittes, in andern Fällen seitlich, rechts oder links, bald zwei Lumina (z. B. Fig. 13), gewöhnlich eines rechts, das andere links oder auch eines derselben nahezu in der Mitte, vereinzelt auch drei, von denen dann meistens zwei kleinere seitlich, ein etwas grösseres median gelegen ist. Die kleinern Höhlen (Fig. 13) machen vielfach ganz den Eindruck wie die im Kragenmark so mancher Enteropneusten vorhandenen „Markhöhlen". Um nun die Natur und die gegenseitigen Beziehungen dieser Höhlen festzustellen, muss man eine sehr genaue Durchmusterung der Querschnitte der Serie vornehmen, und dabei findet man Folgendes: 1) Es sind mehrere ganz kurze Strecken vorhanden, 1—2 Schnitte (zu je 15 μ) dick, wo gar kein Lumen existirt; es ist also kein völlig ununterbrochener Canal bezw. System solcher vorhanden. 2) Es finden sich Strecken, in denen immer nur ein einziges und dann ziemlich genau in der Mitte des Schnittes gelegenes, mehr oder weniger weites Lumen, d. h. also, ein einfacher, gerader, weder gewundener noch verästelter Canal vorhanden ist (Fig. 15). Solcher Strecken finden sich bei dem untersuchten Exemplar fünf, und es sind die Gebiete des Kragenmarks, von denen Wurzeln ausgehen. 3) Die mehrfachen Lumina finden sich auf allen davor, dahinter oder zwischen den unter 2) erwähnten Strecken.

Es bleibt nun die weitere Frage zu beantworten, ob in den unter 3) aufgeführten Strecken selbständige, von einander getrennte Lumina vorhanden sind oder ob diese unter einander zusammenhängen. Die beobachtete Erscheinung könnte ja die Folge sein entweder eines geschlängelten Verlaufs eines einzigen Canals, wie er nach meinen Beobachtungen bei *Gl. sarniensis* vorhanden ist, der ja eventuell starke Knickungen bilden und selbst eine Strecke weit rückwärts verlaufen und dann wieder vorwärts verlaufen könnte, so dass er von einem Schnitt möglicher Weise dreimal getroffen würde; oder die Folge der Entsendung von blinden Aesten durch einen einzigen Canal, der allerdings dabei zugleich geschlängelt verlaufen müsste, da ein einziges Lumen auf den Schnitten bald rechts, bald links liegt; oder endlich könnte es sich statt um einen einfachen Canal um ein Canalnetz

handeln. Es ist nun überaus schwer, mit Sicherheit zu entscheiden, was hier vorliegt. Auf manchen Schnitten scheinen gewisse Höhlen — es handelt sich immer um kleine seitliche, die an die Markhöhlen erinnern — getrennt zu sein. In andern sieht man indessen sehr deutlich einen Zusammenhang solcher entweder mit einer weitern Höhle desselben Schnittes (Fig. 17 rechts) oder kann durch den Vergleich, eventuell indem man die Zeichnungen mehrerer Schnitte auf einander legt, darin Theile anderer Höhlen nachweisen, und durch derartige Combinationen habe ich durch längere Reihen von Schnitten einen einzigen, ununterbrochenen Canal nachweisen können, der thatsächlich bald eine Strecke weit longitudinal, bald nach rechts oder nach links hinüberzieht und dabei an der einen Stelle eng, an andern weiter ist. Das gelegentliche Vorkommen von kurzen und engen blinden Aesten kann ich nicht vollkommen ausschliessen; es scheint mir aber, wenn überhaupt, nur sehr selten vorzukommen. Netzbildungen habe ich nirgends beobachtet. Ich komme also zu dem Ergebniss, dass aller Wahrscheinlichkeit ein einziger, aber unterbrochener Canal vorhanden ist, der in den Gebieten der Wurzeln etwa in der Axe des Kragenmarks geradlinig verläuft, an den übrigen Stellen desselben aber einen mehr oder weniger stark geschlängelten Verlauf nimmt.

Wenn diese Beobachtungen, die ich mit möglichster Sorgfalt und an einem nur an einzelnen Punkten nicht ganz tadellos conservirten Material, allerdings, wie gesagt, nur an einer einzigen Querschnittserie, angestellt habe, richtig sind, so wird man in den kleinern Höhlen des Kragenmarks von *Gl. elongatus* nicht etwas den „Markhöhlen" anderer Enteropneusten Entsprechendes erblicken und daraus einen Beweis für die Abzweigung solcher von einem ursprünglichen „Axencanal" — wie ich ihn ja auch bei dem jungen *Gl. minutus* nachgewiesen habe (Monogr., p. 605) — ableiten können, so verlockend manche einzelne Schnitte des Kragenmarks an unserer Art diese Annahme auch erscheinen lassen könnten. Man wird das um so weniger thun dürfen, als ich in meiner Monographie (p. 605) bereits Thatsachen angeführt habe, die vielleicht nicht beweisen, aber doch stark dafür sprechen, dass gewisse, nämlich die lateralen, „Markhöhlen" unabhängig vom „Axencanal" entstehen.

Ueber die Histologie des Bauchmarks werde ich in dem dieser gewidmeten Capitel Einiges mittheilen. Hier begnüge ich mich damit, zu erwähnen, dass das bei *Gl. sarniensis* regelmässig und meist in grossen Mengen in der dorsalen Wand des Kragenmarks

auftretende bräunliche Pigment bei *Gl. elongatus* nicht vorkommt.

Was die Wurzeln anbetrifft, so habe ich bereits beiläufig erwähnt, dass deren bei dem untersuchten Exemplar von *Gl. elongatus* fünf vorhanden waren. Das sind also eine, bezw. zwei mehr, als bei *Gl. sarniensis* beobachtet worden sind (cf. Monogr., p. 110), während bei *Gl. minutus* 5—6, bei *Gl. hedleyi* von Hill (1897, p. 339), wenn ich ihn recht verstehe, 4—8 und bei *Gl. ruficollis* von Willey (1899, p. 261) in zwei Querschnittserien sogar 12 bezw. 17 Wurzeln beobachtet worden sind. (Bei einem kleinern Individuum, das ich in Sagittalschnitte zerlegt habe, zähle ich ebenfalls wenigstens 16 Wurzeln.)

Von den 5 Wurzeln verhält sich die vorderste erheblich anders als die 4 hintern, die unter einander gleich sind. Die vorderste hat einen ungemein lang gestreckten Ursprung aus einer sich über mindestens 30 Schnitte (zu je 15 μ) erstreckenden Erhebung des Kragenmarks, die ganz allmählich sich in die cylindrische und sehr dicke Wurzel fortsetzt, welche dann ihrerseits schräg nach hinten zur Epidermis verläuft. Die vier andern gehen zwar sämmtlich mit einem verbreiterten Anfangstheil aus dem Kragenmark hervor, der aber von viel geringerer Ausdehnung ist, sind ferner im Vergleich mit der ersten sehr dünn, ihr Querdurchmesser etwa $^1/_3$ so stark, und ziehen kaum oder nur sehr wenig geneigt zur Epidermis, die zwei hintersten sogar ein wenig nach vorn gewandt bei der Schnittrichtung, die aber nicht genau parallel zu der des Hinterrandes des Kragens war, sondern mit dieser einen merklichen Winkel bildete. Einen Unterschied der vordersten Wurzel gegen die hintern in Bezug auf das Caliber habe ich auch bei *Gl. sarniensis* beobachtet (Monogr., p. 126, 611), und diesem entspricht ein verschiedenes Verhalten in Bezug auf die Anwesenheit eines Hohlraums in beiden Fällen: die dicke vordere Wurzel wird vom Kragenmark bis zur Epidermis von einem Canal durchzogen. Eigenartig verhält sich nun aber zunächst der Ursprung dieses Wurzelcanals aus dem Axencanal des Kragenmarks bei *Gl. elongatus*. Dieser ist ein doppelter. Zuerst sieht man etwa 130 Schnitte hinter dem Vorderende des Kragenmarks — so weit nach hinten entspringt also die vorderste Wurzel! — aus diesem den medianen Axencanal einen etwas engern, aber immerhin recht ansehnlichen Fortsatz in einen den Anfang der Wurzel darstellenden dorsalen Vorsprung entsenden (Fig. 14). Dieser bleibt nach seiner Abtrennung auf den folgenden 12 Schnitten, in denen allmählich der Vorsprung höher wird, immer unverändert und entfernt sich nur wenig von dem Axencanal; er verläuft also nahezu

parallel mit dem Axencanal in dem Vorsprung des Kragenmarks nach hinten. Dann macht er eine Biegung dorsalwärts, und nun, wo der Vorsprung, d. h. der Ursprung der Wurzel, schon recht hoch und schmal ist, treten in dieser ausser dem in Rede stehenden Canal, den wir auf den folgenden Schnitten weiter verfolgen können, andere Canäle auf, die enger als jener sind, einen gewundenen Verlauf zeigen, so dass der Zusammenhang der auf den Schnitten getrennten Stücke nicht überall mit Sicherheit zu erkennen ist, aber wohl vorhanden sein wird, und dieser enge Canal kann ebenfalls, und zwar 3 Schnitte weiter hinten, in den Axencanal hinein verfolgt werden, aus dem er als ein enger Fortsatz in der dorsalen Mittellinie hervorgeht (Fig. 15). Ob der weitere Canal mit diesem engern in Verbindung steht, habe ich nicht feststellen können. In den folgenden Schnitten durch die nach abermals 3 Schnitten sich vom Kragenmark abtrennende Wurzel — die um abermals 16 Schnitte weiter hinten an die Epidermis stösst, also schräg nach hinten verläuft und daher etwas ovale Schrägschnitte liefert — finde ich fast immer (Fig. 16) mehrere, meistens von einander getrennte enge Canäle, die von radiär angeordneten Zellen umschlossen sind. Ob sie eine Fortsetzung des weiten oder des engen Canals oder eine gemeinsame von beiden sind, kann ich ebenso wenig sicher beantworten wie die Frage, ob die gefundenen Canäle Abschnitte eines fortlaufenden oder isolirte Hohlräume sind, die möglicher Weise ursprünglich einmal einen solchen gebildet haben. Das distale Ende der Wurzel durchbricht mit einem Haufen kleiner heller Zellen, in dem ich an einigen Stellen auch noch Lumina zu erkennen glaube, nicht nur die Grenzmembran, sondern auch die Nervenfaserschicht der Epidermis und berührt deren Drüsenzellen, eine diese durchbrechende Oeffnung kann ich jedoch nicht erkennen. Ueber den Bau dieser Wurzel soll dann noch bemerkt werden, dass oberflächlich ein ziemlich dicker Mantel von Nervenfasern vorhanden ist.

Die übrigen Wurzeln, die, wie erwähnt, viel dünner sind, stimmen mit der vordersten darin überein, dass sie ebenfalls zahlreiche kleine Hohlräume enthalten. Ueber deren Zusammenhang unter einander gilt das für die Hohlräume der dicken Wurzel Gesagte ebenfalls. Eine Einmündung eines feinen Canals in den Axencanal des Kragenmarks sehe ich an der 2. und 5. Wurzel ganz deutlich; an der 3. und 4. habe ich sie nicht beobachten können. Auch in Bezug auf die Anwesenheit eines Nervenfasermantels, der natürlich dünner ist, und auf die Verbindung mit der Epidermis besteht ebenfalls wesentliche Uebereinstimmung mit der dicken Wurzel.

Zu einigen Bemerkungen giebt das Blutgefässsystem des Kragens Veranlassung. Ich will dieselben um so weniger unterdrücken, als sie mir Gelegenheit bieten, einen Lese- oder Schreibfehler in meiner Monographie zu berichtigen — indem in einem Citat aus Koehler's Beschreibung von *Gl. sarniensis* nicht nur „sous-nervien" statt „sus-nervien" gedruckt ist, sondern ich wahrscheinlich auch beim Lesen diese so ähnlichen Wörter verwechselt und in Folge dessen seine Darstellung in einer bedauerlichen Weise missverstanden und in diesem Punkte ohne Grund für unrichtig erklärt habe. Sie enthält vielmehr eine Beobachtung, die ich bis dahin an andern Arten noch nicht gemacht hatte und die auch für *Gl. elongatus* zutrifft, so dass Koehler unzweifelhaft als der erste Entdecker dieser Thatsachen bezeichnet werden muss. Koehler unterscheidet nämlich im Kragen von *Gl. sarniensis* ein vaisseau sus-nervien und ein vaisseau sous-nervien. Beide sind auch bei *Gl. elongatus* vorhanden und ebenso Verbindungen zwischen beiden, wie sie Koehler beschreibt und abbildet (1886, p. 174. tab. 4, fig. 9, tab. 5, fig. 15, 16), wenn auch weder das Supra- noch das Infranervalgefäss ein Gefäss-Stamm mit musculösen Wandungen ist, sondern es sich nur um dünnwandige Gefässe handelt und in dem Falle des erstern nicht um ein einzelnes Gefäss, sondern um eine ganze Gruppe solcher, welche an der dorsalen Seite des Kragenmarks gelegen ist. Das Infranervalgefäss (Fig. 18) ist eine in meinen Präparaten oftmals eine ziemlich ansehnliche Blutmenge enthaltende und daher an manchen Stellen einigermaassen weite Spalte an der ventralen Seite des Kragenmarks in der dieses umhüllenden und von den Perihämalräumen trennenden Basalmembran, und dieselbe steht an vielen Stellen mit dem von letzterer eingeschlossenen Gefässstamm in Zusammenhang. Nicht letzterer, den Koehler auf seinen Schnitten immer zufällig blutleer fand, ist also das von ihm gemeinte vaisseau sous-nervien, wie ich irrthümlicher Weise angenommen hatte. Auf der dorsalen Seite des Kragenmarks aber verlaufen zahlreiche Gefässe neben einander, meistens die ganze Rückenfläche dieses Organs bedeckend und auf den Querschnitten wie Bäumchen in die Kragenhöhle vorspringend (Fig. 17, 18), ganz ähnlich, wie ich es früher bei *Ptychodera erythraea* beobachtet und abgebildet (Monogr., tab. 11, fig. 14) und, in etwas geringerem Maasse, in dem ersten dieser „Neuen Beiträge" kürzlich für *Pt. flava* angegeben habe. Um das Kragenmark herum stehen nun diese dorsalen Gefässe mit dem ventralen durch blutführende Spalten in der Basalmembran auf manchen Schnitten in Verbindung. Es handelt sich bei diesen Supra- und Infranerval-

gefässen also, wie man sieht, um Gefässe, die in der Basalmembran des Kragenmarks auftreten und in dessen dorsaler, frei gegen die Kragenhöhle gekehrter Seite zu mächtigen Gefässen sich entwickeln.

Der zwischen den Perihämalräumen gelegene Theil des Rückengefässstammes braucht uns nur in Bezug auf sein Verhalten am Vorderende, also am Uebergang in die Eichel, näher zu beschäftigen, denn im hintern Theil nimmt der Stamm wie gewöhnlich die ganze Breite des die beiden Räume trennenden Mesenteriums ein. Vorn reichen die beiden Perihämalräume zwar wie gewöhnlich „bis an die Skeletmassen, welche die Eichelorgane gegen den Kragen begrenzen, also bis an die Grenzmembranen der Eichelpforte (event. beider), der blinden dorsalen Eicheltasche und der Herzblase“ (Monogr., p. 527), allein nicht in ihrer ganzen Breite, sondern nur mit je einem ventralen Zipfel, während das Blut, das bis dahin (Fig. 7—9) von ihnen in einem „Gefässstamm“ eingeschlossen war, jetzt in eine dorsal zwischen jenen und der Epidermis bleibende Lücke (Fig. 6), die nirgends von musculösen Wandungen eingefasst wird, austritt. In diese Lücke ragt von vorn her die Eichelpforte hinein (Fig. 5, 4), und erst wenn auch die Herzblase auftritt, erhält der jetzt zwischen dieser und dem ihr anliegenden Eicheldarm liegende Theil des Gefässraums eine der Herzblase angehörige musculöse Wand wieder. Die Zuspitzung der Perihämalräume (*cöp*) und das Auseinanderweichen ihrer medialen Wände, durch das der Rückengefässstamm in die erwähnte Lücke übergeht, findet sich ungefähr an der Stelle, wo sich die Eichel mit ihrem Hals an den Kragen ansetzt, und die Lücke besteht durch etwa 16 Schnitte, denen noch etwa 20 folgen, in welchen ein Blutraum zwischen der Eichelpforte und dem Eicheldarm liegt, bis endlich durch das Auftreten der Herzblase die bekannten Verhältnisse zu Stande kommen. *Gl. elongatus* weist in dieser Hinsicht von andern Arten nicht völlig abweichende Verhältnisse auf, sondern eine solche Lücke ist auch sonst, z. B. bei *Gl. minutus*, allein in sehr viel geringerer Ausdehnung vorhanden, und nur *Gl. sarniensis* unter den von mir untersuchten Arten — für *Gl. hedleyi* und *Gl. ruficollis* sind diese Punkte nicht berücksichtigt worden — bietet, soweit ich nach den mir vorliegenden Präparaten urtheilen kann, etwas ganz Aehnliches dar.

Die Besprechung der übrigen Gefässe des Kragens, von denen ich ein reich entwickeltes und in den Präparaten fast überall mit Blut angefülltes Subdermalnetz mit vorherrschenden Längsgefässen nur beiläufig erwähnen will, veranlasst uns, zunächst auf die Kragensepten einzugehen.

Das dorsale Septum beginnt, wie bei *Gl. sarniensis*, mit der vordersten Wurzel (Fig. 16 *sdk*) und zieht von da, von Blutgefässen und den hintern Wurzeln durchzogen, stellenweise etwas gefaltet — auf den Querschnitten also geschlängelt — bis zum Hinterende der Kragenhöhle. Das ventrale ist etwa in den hintern $^3/_8$ des Kragens, d. h. in einer Länge von etwa $3^1/_2$ mm, als ein vollständiges Septum ausgebildet; dann zieht es, indem es sich von der ventralen Kragenwand loslöst und allmählich immer schmäler wird, noch etwa 2,5 mm weiter als eine Falte nach vorn bis zur Verbindung mit den den Schlund umfassenden Fortsetzungen der rückführenden Eichelgefässe. Von diesen Fortsetzungen sei bemerkt, dass sie mir auch bei dieser Art — vergl. den 2. der „Neuen Beiträge" — den Charakter eines Gefässstammes zu tragen, d. h. von musculösen Wandungen umschlossen zu sein, scheinen. In dem ventralen Septum bezw. seiner Verlängerung bis zu jenem Gefässring ist aber sicher kein Stamm in diesem Sinne vorhanden. Was sich dagegen bemerklich macht, ist die Anwesenheit eines besonders weiten, aber wie die übrigen dünnwandigen Gefässes, das nahe dem ventralen Rande des Septums nach vorn zieht. Während dieses immer ganz symmetrisch im Septum liegt, springen die engern zum Theil nach links oder rechts gegen die Kragenhöhle vor, auch im Bereich der vordern, faltenartigen Fortsetzung des Septums, wo jenes weitere, ventrale Gefäss nicht mehr zu unterscheiden ist.

Die zum Schluss zu besprechenden Kragenpforten weisen in allen wesentlichen Punkten die gewohnten Verhältnisse auf. Sie müssen nahezu longitudinal nach vorn gestellt gewesen sein, da die Schnitte fast reine Querschnitte derselben aufweisen, die linke war aber im Vergleich mit der rechten etwas stärker um ihre Axe gedreht, indem ihre dorsale Seite schräg nach rechts gewandt war. An der dorsalen Seite ist das sonst auf dem Querschnitt nahezu kreisrunde Organ abgeplattet (Fig. 11). Es wird ausgekleidet von einem Wimperepithel, das auf der ventralen Seite am höchsten ist, gegen die dorsale Seite abfällt und an dieser wieder zu einem Wulst anschwillt, der charakteristischen Längsfalte, deren Zellen von ähnlicher Höhe wie die der gegenüberliegenden Seite sind. Eine Einfaltung zeigt dieser Wulst aber nicht. Auf der dem Eichelcölom zugewandten Seite bedeckt das Organ ein ziemlich hohes Epithel, das stellenweise den Charakter eines wohl entwickelten Cylinderepithels trägt. Da Goodrich in seiner Arbeit über die *Amphioxus*-Nieren den Nachweis von Solenocyten bei Enteropneusten in Aussicht stellt — wobei allerdings nicht zu ersehen ist, ob er sie bereits gefunden hat oder nur die Hoffnung hegt, dass er

sie finden werde — die Kragenpforte aber einer der Orte ist, wo man möglicher Weise solche Gebilde antreffen könnte, so habe ich besonders darauf geachtet, muss aber sagen, dass weder an dem Epithel der Innenseite, wo vorzüglich erhaltene Wimperhaare vorhanden sind, noch an dem der Aussenseite, wo ich keine Wimperhaare beobachte, irgend welche Anhänge der Zellen vorhanden sind, in denen man etwas nach Art von Solenocyten auch nur vermuthen könnte. Und es soll erwähnt sein, dass ich auch weder an der Eichelpforte, noch im Bereich des Glomerulus etwas Aehnliches zu finden vermocht habe. Tornarien aber, die durchsichtig genug sind, um selbst mit den stärksten Vergrösserungen untersucht zu werden, habe ich schon vor Jahren in dem Gedanken, es müssten dort doch irgend welche Nephridien vorhanden sein, nach den mir von der *Echiurus*-Larve gut bekannten, wenn auch allerdings noch nicht mit dem jetzigen Namen belegten Solenocyten so genau wie möglich oftmals, aber immer vergebens durchsucht. Einstweilen muss ich daher die Existenz dieser interessanten Nephridialzellen bei Enteropneusten bezweifeln.

Zwischen den beiden Zellenschichten der Kragenpforten findet sich eine Grenzmembran, und diese umschliesst bei der rechten Pforte in meinen Präparaten (Fig. 11) vorzugsweise auf der dorsalen Seite bluthaltige Spalten, die durch die ganze Schnittserie hindurch in der Mitte der dorsalen Seite eine Trennung aufweisen, indem die Zellen des dorsalen Wulstes hier nur durch eine ungemein zarte Strecke der Grenzmembran getrennt sind. Einen ganz ähnlichen Zustand habe ich (Monogr., tab. 6, fig. 12) von *Gl. sarniensis* abgebildet. Ob bei *Gl. ruficollis* Aehnliches vorhanden ist? Willey (1899, p. 262) spricht von einer „distinct raphe discernible in throughout almost the entire extent of the lappet". Mit „lappet" meint er augenscheinlich die „Falte". Jedenfalls aber kann ich seine vorhergehende Auseinandersetzung, in welcher er gegen Morgan's Vermuthung, es möchten die Kragenpforten modificirte Kiemen sein, sagt, die dorsale Falte sei nicht vergleichbar der Zunge einer Kieme, sondern „it is simply due to the fusion of the infolded edges of the collar-funnel" nicht billigen. Ich kenne keine Ränder der Kragenpforten, durch deren Verschmelzung möglicher Weise die Längsfalte entstehen könnte. Nach meinen Beobachtungen handelt es sich um eine locale Differenzirung des die Pforte auskleidenden Epithels, die meistens, aber nicht immer, z. B. bei *Harrimania kupfferi* nicht, mit einer Einstülpung verbunden ist.

Die Kragenpforten münden wie gewöhnlich in die 1. Kiementasche, fast unmittelbar nach innen an deren Porus.

Der Rumpf.

Die Musculatur (Fig. 12) besteht aus einer sehr dünnen Ringfaserlage, die, nach einigen Längsschnitten zu urtheilen, in ganz feine, dicht an einander liegende Bündel getheilt ist. Darauf folgt eine Längsmusculatur, die in allen Theilen eines Querschnitts ungefähr die gleiche, etwas unter der Höhe der Drüsenwülste der Epidermis bleibende Mächtigkeit hat, gegen die Bauchseite hin etwas schwächer wird. Ausserdem findet natürlich ein Abfallen gegen die muskelfreien Längslinien statt, gegen die Rücken- und Bauchlinie, während die Kiemenporen und die Submedianlinien mehr plötzliche Unterbrechungen bewirken.

Die beiden Mesenterien sind fast immer vollständig, sowohl das dorsale, das in seinem dorsalen Theil den Rückengefässtamm umschliesst, als auch das ventrale, das in seiner ganzen Ausdehnung von der Haut bis zum Darm vom Bauchgefässtamm eingenommen wird. Nur das dorsale ist dicht hinter dem Kragen an einigen Stellen unterbrochen.

Die Submedianlinien beginnen eine kurze Strecke hinter dem Kragen. An dieser Stelle mündet der Seitengefässtamm, der an dieser Linie entlang verläuft, in die Subdermalgefässe der Epidermis ein. Der Abstand von den Kiemenporen, der hier sehr klein ist, wird nach hinten zu allmählich grösser, und in demselben Maasse kommen nach und nach Genitalwülste zu Stande, auf deren Höhe die Submedianlinie liegt. Erst in einer Entfernung vom Kragen, die ich nach den Querschnitten und unter Berücksichtigung eines kleinen, in Horizontalabschnitte zerlegten Stückes auf etwa 2,5 mm berechne, tritt der erste Genitalporus auf der linken Seite auf, etwa 40 Schnitte dahinter der der rechten. Die Gonaden beginnen also bei *Gl. elongatus* ähnlich wie bei *Gl. sarniensis*, wo ich die vordersten Mündungen am 20. Kiemenporus, etwa 4 mm hinter dem Kragen gefunden hatte (Monogr., p. 94), ziemlich weit nach hinten.

Ich will die Gelegenheit benutzen, um einer Auffassung von der Submedianlinie durch Willey, die ich nicht für richtig halten kann, entgegen zu treten. Willey (1899, p. 265) ersetzt den Namen Submedianlinie durch „gonaducal line“. Da nun an den Submedianlinien der Ptychoderiden thatsächlich die Gonaden, in der Gattung *Ptycho-*

dera wenigstens die von mir als die primitiven aufgefassten, ausmünden, so mag gegen diesen Namen nicht viel einzuwenden sein. Allein wenn WILLEY in seiner Beschreibung von *Gl. ruficollis* schreibt, „the gonaducal lines in the genital region are seen in the living animal to be continuous with the branchial grooves", so ist gegen diese vielleicht objectiv nicht allzu weit von der Wirklichkeit entfernt bleibende Angabe doch mit Entschiedenheit einzuwenden, dass die Gonaducallinie in der Genitalregion keine Fortsetzung der Kiemenfurche ist. Auch in dieser ist jene Linie vorhanden, und sie liegt dort in diesem Falle zwar sehr nahe an den Kiemenporen, allein dennoch lateral davon, und das thut dieselbe immer. Kommen Genitalwülste oder Genitalflügel (Pleuren) zur Ausbildung, so rückt sie immer auf diese hinauf und entfernt sich damit von der Kiemenfurche oft sehr weit. Wichtiger ist es wohl noch, zu betonen, dass die Kiemenporen bei allen Ptychoderiden medial von den Submedianlinien gelegen sind. Ich habe in meiner Monographie eingehend dargelegt, dass in dieser Familie die Kiemenporen die dorsale Längsmusculatur durchbrechen und dass es dadurch zu einer sehr eigenthümlichen Durchflechtung der die Poren trennenden Zwischenräume durch Fasern dieser Musculatur kommt. Es geht daraus in absolut überzeugender Weise hervor, dass bei den Ptychoderiden die Submedianlinie in der Genitalregion nicht die Fortsetzung der Kiemenfurche ist und sein kann. Bei den übrigen Enteropneusten münden sowohl die Kiementaschen wie die Gonaden in der muskelfreien Lücke zwischen dorsaler und lateraler Längsmusculatur aus, und man wird wohl keinen entscheidenden Grund gegen die Annahme anführen können, dass diese Submedianlinie der Gonaducallinie der Ptychoderiden entspricht. Ob man nun diesen Namen, der meines Erachtens kein Muster in Bezug auf seine sprachliche Bildung darstellt — würde er doch die schon so lange Reihe der voces hybridae um ein neues Glied vermehren — annehmen oder nicht, ist wesentlich Geschmackssache. Man wird dabei in keinem Falle vergessen dürfen, dass es bei gewissen Enteropneusten auch mediale Gonaden sowie accessorische und secundäre Genitalporen giebt, welche die dorsale Musculatur durchbrechen und an keinerlei Längslinien gebunden sind. Ich würde nicht widersprechen, wenn einer behaupten wolle, die in Rede stehende Linie wäre besser Sublaterallinie genannt worden, da für sie charakteristisch ist, dass sie die dorsale von der lateralen Musculatur scheidet. Eine zwingende Nothwendigkeit kann ich für eine derartige Aenderung indessen doch nicht sehen, und ohne eine

solche wird man wohl lieber davon absehen, weil der in meiner Monographie gebrauchte Ausdruck inzwischen auch von vielen andern angewandt worden ist.

Ganz unabhängig von den Genitalöffnungen scheint die Ausdehnung der dorsalen Cölomkammern zu sein. Auf beiden Seiten läuft dieselbe nach vorn zu verjüngt und zugespitzt, blind geschlossen, aus. Auf der linken liegt dieses Vorderende etwa 30 Schnitte vor der ersten Genitalöffnung, auf der rechten dagegen, wo die dorsale Cölomkammer etwa um 70 Schnitte weiter nach hinten endet, fällt die erste Genitalöffnung beinahe mit deren Vorderende zusammen; sie liegt nur um 4 Schnitte hinter dem in diesem Falle sehr schlanken spitzen Ende derselben. Nach hinten zu wird dann in dem Maasse, wie sich Genitalwülste ausbilden, das die dorsale Cölomkammer gegen das Hauptcölom des Rumpfes abgrenzende Lateralseptum allmählich immer breiter, indem, wie erwähnt, die Submedianlinie auf der Höhe der Genitalwülste liegt, das Septum aber medial seine Anheftung dicht neben den Kiemenporen behält, bis diese aufhören und die mediale Anheftungsstelle nun in der gewohnten Weise auf den Darm übertritt, und zwar zunächst auf die dorsale Rinne des postbranchialen Darms. Von dieser und von dem Verhalten der Gonaden zu den Lateralsepten werden wir weiter unten reden.

Wir wenden uns jetzt dem Darmcanal der Kiemenregion zu, den wir in der gewohnten Weise in einen dorsalen Kiemendarm und einen ventralen Oesophagusabschnitt gesondert finden. Leider war bei meinem Object die Lage dieser Theile nirgends normal: auf der linken Seite waren die Kiemensepten und -zungen bis an ihr ventrales Ende gleichmässig gekrümmt, auf der rechten dagegen ihre ventrale Hälfte fast gerade gestreckt und ragte daher viel weiter als jene bauchwärts, so dass auch die Grenzwülste zwischen Kiemendarm und Oesophagus einander nicht gegenüber standen und der Querschnitt beider Darmtheile sehr unsymmetrisch und verschoben war. Ein Zusammenhang mit der oben erwähnten Asymmetrie der Genitalwülste besteht, soweit ich sehen kann, nicht[1]).

Soweit der Zustand des Objects es zu beurtheilen gestattet, übertrifft der Kiemendarm, natürlich abgesehen von den hintern Theilen, wo er merklich an Grösse abgenommen hat, den nutritorischen Darm-

1) Auf dem in gewohnter Weise schematisch gehaltenen Querschnitt (Fig. 10) habe ich mich in dieser Beziehung an den wirklichen Zustand gehalten, um mich nicht zu weit von den beobachteten Thatsachen zu entfernen.

theil erheblich an Ausdehnung. Das Lumen des letztern ist breit und dabei niedrig; das des erstern noch etwas breiter, erreicht dabei aber, selbst wenn wir seinen Zustand auf der rechten Seite — was kaum der Fall sein dürfte — als normal betrachten, mindestens die vierfache Höhe des Oesophagus, auf der rechten ungefähr die sechsfache. Sicher ist also der Kiemendarm relativ bedeutend ausgedehnter als bei *Gl. sarniensis*. Mit dieser Art stimmt die unsrige darin überein, dass die Grenzwülste (parabranchial ridges, WILLEY) einander in der Mittellinie sehr nahe kommen, so dass eine im Leben vermuthlich vollständige Trennung zwischen Kiemendarm und Oesophagus besteht, die bis ans Hinterende der Kiemenregion sich erstreckt. Dagegen stehen bei *Gl. hedleyi* nach der Zeichnung und ausdrücklichen Angabe HILL's (1897, tab. 21, fig. 9, p. 340) und nach der Zeichnung WILLEY's bei *Gl. ruficollis* (1899, tab. 30, fig. 31) beide Abschnitte, die übrigens ungefähr gleiche Ausdehnung unter einander haben, in weit offener Verbindung.

Die Untersuchung der Kiemen ist nicht wenig durch die schlechte Erhaltung wenigstens eines Theils ihrer Epithelien erschwert. In fast allen Präparaten ist dasjenige der Zungen- und Septalrücken zerfallen, meistens auch das des Epibranchialstreifens, und die Wimperepithelien sind zwar besser erhalten, aber auch stellenweise abgehoben. Da im Uebrigen das Exemplar ungewöhnlich gut conservirt ist, so kann ich die Schuld nur auf das Cocain schreiben, mit dem das Thier vor der Fixirung gelähmt worden ist und das gerade auf die Kiemenepithelien ungünstig eingewirkt zu haben scheint.

Um die Form der Kiemen genau festzustellen, habe ich ein kurzes Stück (kaum 1 mm lang) des Vorderkörpers, den ich in eine Querschnittserie zerlegt hatte, zurück gelassen und davon Horizontalschnitte angefertigt. Diese zeigen uns (Fig. 12) in allen Theilen wesentlich die bekannten Gestalten, die der Skeletzinken und ihrer hie und da getroffenen Synaptikel, die Epithelien, an denen man wenigstens noch erkennen kann, dass die Zungen mit hohen drüsenreichen, die Septen mit niedrigen bekleidet waren, das Wimperepithel zu beiden Seiten der Spalten, das flache Epithel am Zungenboden, bisweilen eingestülpt, und an der Innenwand der Kiementaschen, in jeder Zunge ein weites Cölom und 3 stärkere Blutgefässe, nämlich eines unter dem Rücken und je eines an dem dickern Theil einer Zinke, in jedem Septum dagegen nur ein an der Schneide seiner Zinke hinziehendes Gefäss. Die Kiementaschen liegen einander eine Strecke weit fast an, nur durch kleine Ballen von Cölomzellen getrennt, die durch Brücken von Grenzmembran, zum Theil auch durch Blutgefässe getrennt sind, die man übrigens in

der Grenzmembran der Taschenwand überall sieht. Dort und an der Aussenwand der Taschen sind endlich die Durchschnitte von Muskelfasern zu sehen.

Einige gute Bilder haben mir endlich die Querschnitte der Kiemenregion von einigen ihrer Blutgefässe geliefert. Auf diesen trifft man nämlich oftmals nicht nur die Gefässe, die an dem dickern Theil der Zungensepten entlang ziehen, sondern sieht von diesen auch in ziemlich gleichmässigen Abständen engere Gefässe quer über die Zinken hinziehen (Fig. 10 rechts). Wie sie distal endigen, habe ich dagegen nicht ermitteln können. Die transversalen Zinkengefässe würden also denjenigen entsprechen, die ich in meiner Monographie von *Balanoglossus clavigerus*, tab. 9, fig. 31, abgebildet habe, die aber die dort dargestellte Verästelung nach aussen hin hier nicht aufweisen.

Die Zahl der Synaptikel habe ich nicht sicher bestimmen können. Nach den Schnitten berechne ich sie auf etwa 18, während bei *Gl. sarniensis* nur 11—12, etwa ebenso viel bei *Gl. ruficollis* (Willey, 1889, p. 263) und bei *Gl. hedleyi* [Hill [1]), p. 340] 13—14 vorhanden sind.

Die hintersten Kiemenporen, etwa 6—7 Paar jederseits, liegen am Grunde einer kleinen Grube, zu der sich die Kiemenfurche jederseits, schon äusserlich sichtbar (Fig. A, B), ausweitet. Eine ganz ähnliche Bildung ist zum ersten Mal, und zwar sehr zutreffend und genau, von Hill für *Gl. hedleyi* beschrieben worden, und da seine Schilderung genau auf *Gl. elongatus* passt, gebe ich sie hier wieder: „Towards the posterior end of the branchial region the median dorsal groove [welche bei *Gl. hedleyi* abweichend von unserer Art sehr tief ist] becomes much shallower, while the branchial grooves become markedly wider and deeper. The median dorsal portion of the body in the region of the developing gill pockets thus forms a prominent longitudinal projection in which the branchial canal is situated, while the dorso-lateral portions of the body stand out as thick free wings [= Genitalwülste]. The gill-pores here open near the middle of the mesial wall of the widened branchial groove, while the genital pores open on its lateral wall." Es folgen dann noch die Worte „about on a level with the gill pores", die ich fortgelassen habe, weil ich glaube, dass es heissen soll, „with the summit of the longitudinal projection" oder „with the dorsal nerve", der an derselben gelegen ist. Das

1) Hill schreibt „synapticulae"; man sollte, wie es auch Willey thut, den Plural synapticula bilden, ebenso wie es nicht im Singular die Acicula heisst, sondern das Aciculum (Plural Acicula).

würde sowohl dem dicht hinter den Kiemenporen geführten Schnitt tab. 22 fig. 11 als auch Willey's Abbildung tab. 30 fig. 32 und ebenso meinen Befunden bei *Gl. elongatus* entsprechen, während der Grund der erwähnten Furche mit den dort befindlichen Kiemenporen überall auf einem viel tiefern Niveau gelegen ist.

Die Beschreibung von *Gl. hedleyi* ergänzt nun Willey, indem er (1889, p. 263) für *Gl. ruficollis* angiebt — was sicher auch für jene Art und ebenso für *Gl. elongatus* gilt — durch folgende Angabe: „At the posterior end of the branchial region the dorsal wall of the pharynx [des Kiemendarms], i. e. the epibranchial ridge or band, sinks deeper below the surface and the height of the dorsal mesentery is correspondingly increased." Thatsächlich nimmt auch bei *Gl. elongatus* — und das Gleiche muss bei *Gl. hedleyi* der Fall sein — das dorsale Mesenterium im Bereich des am hintern Ende der Kiemenregion vorhandenen Vorsprungs des mittlern Rückenabschnitts (Fig. 19) eine bedeutende Höhe an. Dieser nicht nur für die Arten charakteristische, sondern auch für das im Folgenden zu schildernde Verhalten des „postbranchialen Darms" wichtige Zustand kommt also zu Stande einerseits durch die dort sich vollziehende Vertiefung und Ausweitung zu Kiemenfurchen, zwischen denen der mediale Theil des Rückens einen hohen, kielartigen Vorsprung bildet, andrerseits dadurch, dass die Decke des Kiemendarms auf dem Niveau der Kiemenporen, also etwa auf der Höhe des Grundes jener Gruben, bleibt.

Beider Autoren Beschreibungen möchte ich nun noch ergänzen durch die Bemerkung, dass die beiden Gruben, die nach vorn zu in die Kiemenfurchen auslaufen, nach hinten zu vollständig abgeschlossen sind, indem die dorsale Seite der Genitalwülste sich dahinter wieder, ohne durch eine tiefe Einsattlung davon getrennt zu sein, an die medialen Theile der Rückenseite anschliesst. Damit ist die kielförmige Erhebung der letztern hinter den Gruben wieder verschwunden.

Die Bedeutung der oben erwähnten dorsalen kielförmigen Erhebung ergiebt sich nun aus dem Verhalten des „p o s t b r a n c h i a l e n D a r m s". Dessen dorsaler Theil stellt, wie jetzt schon für eine Reihe von Ptychoderiden bekannt ist, während der ventrale eine unveränderte Fortsetzung des Oesophagus ist, ein tiefe, dickwandige Rinne dar, das, was Willey the postbranchial canal genannt hat. Diese Rinne nun bildet, wo sie vorhanden ist, nicht einfach eine longitudinale Fortsetzung des Kiemendarms, sondern sie springt mit ihrem vordern Theil dorsalwärts über den Kiemendarm hinaus und füllt damit einen grossen Theil der Höhle des beschriebenen kielförmigen Vorsprungs

wieder aus. Damit wird das dorsale Mesenterium, das in dem letztern sehr hoch war, wieder auf das Maass reducirt, das er weiter vorn hatte, und gleichzeitig verschwinden mit den Kiemenporen die beiden seitlichen Gruben und damit die scharfe Einbuchtung zwischen den Genitalflügeln und dem mittlern Theil des Rückens.

Dass es sich thatsächlich bei *Gl. elongatus* so verhält, geht aus dem Vergleich von Fig. 20, die einen der vordersten Schnitte durch den dorsalen Theil des postbranchialen Darms darstellt, und der bereits erwähnten Fig. 19 hervor, der Abbildung eines unmittelbar vor dessen Vorderende geführten Schnitts. Das Verständniss dieser Präparate ist aber durch einen andern Punkt einigermaassen erschwert. Obwohl nämlich auf der rechten Seite der Fig. 20 der hinterste Kiemenporus getroffen ist — auf der linken Seite lag er 6—7 Schnitte weiter vorn — liegt zwischen dem dorsalen Theil des postbranchialen Darms und dem Oesophagus noch eine Anzahl von Kiemen, etwas schräg, aber annähernd quer durchschnitten. Um dies verstehen zu können, muss man zunächst wissen, dass bei unserm Individuum die Kiemen zum grossen Theil, und zwar besonders auf der linken Seite, schräg nach hinten und unten zogen. Ich habe in Wirklichkeit nicht einen Querschnitt bekommen, der annähernd vom Rücken zum Bauch durch eine Kieme führte, sondern immer lag deren dorsaler Theil viel weiter nach vorn als der ventrale (das schematische Bild Fig. 10 ist also aus Einzelbeobachtungen an vielen einzelnen Schnitten zusammengestellt). Der gleiche Zustand herrscht nun auch am Hinterende des Kiemendarms; die ventralen Theile der Kiemen ragen auch hier viel weiter nach hinten als die dorsalen und mit diesen die dorsal gelegenen Poren.

Allein es kommt noch ein anderer Umstand störend und erschwerend hinzu. Wahrscheinlich ist es durch eine starke Contraction der Längsmusculatur verursacht, dass die hintern Kiementaschen sehr zusammengeschoben sind. Es ist in solchem Maasse der Fall, dass 2, selbst 3 Kiemenporen in einem einzigen Querschnitt neben einander zu sehen sind. Eine auf den ersten Blick sehr merkwürdig erscheinende Folge dieser Lageverschiebungen in den hintern Kiemen ist es nun, dass der hinterste Kiemenporus am weitesten dorsal und median, die nächst folgenden etwas weiter ventral und lateral gelegen sind, während die ventral davon gelegenen Kiemendurchschnitte nicht Theile der dorsal ausmündenden Kiementaschen sind, sondern ventrale Theile von weiter nach vorn gelegenen Kiemen. Um demnach einen normalen Zustand wieder herzustellen, muss man sich diesen hintersten

Theil des Kiemendarms zwischen dem „postbranchial canal“ und dem Oesophagus so weit um seine Queraxe nach vorn gedreht denken, dass nur die hinterste Kieme — die in Wirklichkeit einen kleinen einfachen Canal, noch ohne Zunge, darstellt — allein in den Schnitt fällt. An der Stelle des jetzt getroffenen Kiemendarms kommen dafür die weiter nach hinten gelegenen Theile des postbranchialen Darms in den Schnitt, und möglicher Weise würde dessen dorsaler Theil, der jetzt hier als ein ventral gegen den Kiemendarm ganz abgeschlossener Blindsack erscheint, aus dem die hintersten Kiemenporen enthaltenden Schnitt nach hinten geschoben werden.

Ehe ich auf die übrigen in der Literatur vorliegenden Beschreibungen eingehe, will ich die folgenden Schnitte erläutern. In Fig. 21, einem Schnitt, der um 9 Schnitte weiter nach hinten geführt ist, sehen wir jenen dorsalen Blindsack ventral geöffnet übergehen in einen schmäler, aber etwas höher gewordenen Raum, in dessen Wand noch die ventralen Kiementheile liegen. Abermals 15 Schnitte weiter hinten (Fig. 22) sind auf der rechten Seite die Kiemen ganz geschwunden; auf der linken sind die letzten Anschnitte von zweien getroffen. Wir überblicken jetzt den postbranchialen Darm — sein Oesophagustheil ist nicht ausgezeichnet — in seiner ganzen Ausdehnung. Es ist eine sehr tiefe Rinne, rechts mit einem vom Oesophagus her allmählich höher werdenden Epithel ausgekleidet, das links in Folge von Faltenbildungen unregelmässiger und höher erscheint, und gegen den Grund hohe Wülste und Zapfen, die durch flachere und tiefere Einschnitte getrennt sind. So erstreckt sich der postbranchiale Darm, indem seine Wände gegen den Grund zu allmählich glatter werden, durch abermals 18 Schnitte nach hinten (Fig. 23). Dann verbindet sich der Darm der Genitalregion mit ihm, indem an Stelle des niedrigen Oesophagus ein weiter, das ganze Innere des Körpers, so weit es von den hier sehr mächtigen Gonaden frei gelassen wird, einnehmender Darmcanal tritt. Die beiden Seitenränder der Rinne erstrecken sich aber als zwei Falten, in das Lumen des Darms rechts und links nach hinten vorspringend, weit in denselben hinein, über ca. 50 Schnitte!

Mit dieser Darstellung stimmen die Beschreibungen, die vom postbranchialen Darm anderer Ptychoderiden gegeben sind und die darin eine sehr mannigfaltig sich verhaltende Bildung vermuthen lassen, zum Theil nicht überein, namentlich die bei Willey (1899), von dem der Name herrührt, während ich für die Gattung *Ptychodera* oder *Chlamydothorax*, wie ich sie damals nannte, in meiner Monographie die ersten Beschreibungen und Abbildungen veröffentlicht habe. Darauf

hat Hill (1897, p. 342) im Anschluss an meine Schilderung diesen Darmtheil von *Gl. hedleyi* beschrieben, und Willey hat denselben dann bei allen von ihm untersuchten Ptychoderiden (*Pt. flava caledoniensis*, *Balanoglossus carnosus*, *Gl. ruficollis*) gefunden. Ehe ich auf diese Schilderungen eingehe, will ich erwähnen, dass die „Endklappe", welche nach den Angaben in meiner Monographie den Kiemendarm von *Gl. minutus* und *Gl. sarniensis* abschliesst, nichts anderes ist als eine solche dorsale Rinne eines Postbranchialdarms (s. u. S. 348); ferner dass durch Untersuchungen im Giessener Zoologischen Institut festgestellt worden ist, dass auch *Balanoglossus clavigerus* ein solcher Darmtheil zukommt. Es ist also wohl kaum mehr zu bezweifeln, dass nicht nur die Gattung *Ptychodera*, wie ich früher glaubte, sondern die ganze Familie der Ptychoderiden einen Postbranchialdarm hat.

Dieser ist nun zwar bei den verschiedenen Arten ungleich ausgedehnt, ich glaube indessen nicht daran zweifeln zu können, dass er überall wesentlich gleich gebaut ist und dass die weitgehenden Unterschiede, die nach Willey's Darstellung vorhanden sein sollten, nur scheinbare sind. Dieser Darmtheil erleidet nämlich durch die Contraction der Längsmusculatur oftmals sehr merkliche Verschiebungen, und ich habe meine Beobachtungen an *Gl. elongatus* deshalb so ausführlich mitgetheilt, weil sie in dem untersuchten Individuum einen ungewöhnlich hohen Grad erreicht haben und deutlich zeigen, dass man mit der Beurtheilung der Schnitte vorsichtig sein muss, zumal wenn der Untersuchung nur Querschnitte zu Grunde liegen, wie es bisher überall der Fall war.

Ich halte es nicht für nöthig, meine eigenen Angaben über *Pt. erythraea* und *bahamensis* in der Monographie hier zu wiederholen, gebe aber Hill's an einem weniger zugänglichen Orte veröffentlichte Schilderung in ihren Haupttheilen wieder: The median dorsal projection there [in der Kiemenregion] found continues back into the anterior portion of the genital region. . . Just as the median dorsal projection in the posterior branchial region lodged the branchial canal, so here it lodges a remarkable thick-walled dorsal division of the alimentary canal, which is joined by a short, laterally compressed stalk, to a ventral division of the intestine, lined by ordinary intestinal epithelial cells. The dorsal division possesses a small lumen which opens by a narrow slit-like cleft in the connecting stalk, into the broad and dorso-ventrally compressed lumen of the ventral division.

At its anterior end the dorsal diverticulum projects fowards over the last pair of gill pockets as a very short, free, blindly-ending tube,

the lumen of the diverticulum opening below into that of the branchial canal. The lumen of the ventral division of the intestine is the direct continuation of the oesophageal canal of the branchial region.

Posteriorly the slit-like canal of communication between the dorsal and ventral divisions of the intestine gradually widens out, and at the same time the dorso-lateral corners of the ventral division of the gut extend inwards mesially, giving rise to two prominent folds, one on each side of the opening between the two divisions. These two folds eventually become free and end shortly behind the point of complete merging of the dorsal division into the ordinary gut (1897, p. 342).

Diese Darstellung stimmt, wie man sieht, in allen wesentlichen Punkten mit meinen Befunden an *Gl. elongatus* überein, weist eine dorsale Rinne auf in der charakteristischen Verbindung mit dem Oesophagus, nach vorn zu setzt sich dieselbe in einen Blindsack fort, der sich über das hinterste Kiementaschenpaar legt, und nach hinten zu in zwei Falten, welche frei, d. h. in das Lumen des Darms einragend, endigen. Der einzige Unterschied besteht darin, dass der postbranchiale Darm hier augenscheinlich in allen Beziehungen kleiner ist: er scheint bedeutend kürzer zu sein, seine dorsale Rinne ist niedriger, ebenso der die Verbindung mit dem Oesophagus herstellende Stiel, und ferner ist sowohl der vordere Blindsack kürzer, der sich nur über das hinterste Kiemenpaar erstreckt, als auch, nach dem Eindruck, den man von der keine Maassangaben enthaltenden Beschreibung erhält, wahrscheinlich auch die beiden hintern Falten. Dazu kommt vermuthlich eine etwas geringere Contraction der Längsmusculatur in dieser Gegend, in Folge deren die Lage der Theile als eine normalere anzusehen ist.

Hill theilt in derselben Arbeit mit, dass er einen entsprechenden Darmtheil bei *Pt. flava* gefunden habe, und erwähnt die Verbindung einer dorsalen dickwandigen Rinne durch einen seitlich zusammengedrückten Stiel, der ein sehr enges Lumen hat, mit der dünnwandigen ventralen Abtheilung (1897, p. 343).

Dann beschreibt Willey ganz übereinstimmend die Verhältnisse bei *Pt. flava caledoniensis* (1897, p. 239) und giebt dabei „this dorsal portion of the gut at the anterior end of the postbranchial genital region" den Namen „postbranchial canal". Er sagt: new gill-slits arise at the dorsal margins of the postbranchial canal at its anterior end und betont, in *Pt. flava* the postbranchial occurs in direct continuity with the branchial division of the gut. Diese Behauptung, die im Grunde genommen selbstverständlich erscheinen mag, da eine Unter-

brechung zwischen dem Kiemendarm und dem seine Fortsetzung bildenden postbranchial canal nicht wohl denkbar ist, wird begreiflich, wenn man sieht, dass Willey der Meinung ist, es sei bei *Gl. hedleyi* nach Hill's Schilderung und bei *Gl. ruficollis* nach seiner eigenen Beschreibung wesentlich anders als bei *Pt. flava*. Der einzige Unterschied zwischen *Gl. hedleyi* und *Gl. elongatus* einerseits und *Pt. flava* andrerseits besteht aber darin, dass bei letzterer Art die dorsale Rinne an ihrem vordern Ende keinen blindsackartigen Vorsprung bildet. Es fehlt der oben besprochene dorsale Kiel am Hinterende der Kiemenregion, in den sich jener Vorsprung hineinlegt. Aber der mittlere dorsale Theil der postbranchialen Rinne geht hier ebenso wie bei *Pt. flava* in den epibranchialen Streifen der Kiemenregion ohne irgend eine Begrenzung über, und eine scharfe Grenze zwischen postbranchialem und Kiemendarm besteht, abgesehen von den Kiemen, die dem letztern fehlen, nicht. Wie ich bereits in dem ersten meiner „Neuen Beiträge" (1903, p. 307) bemerkt habe, „steht es im Belieben des Einzelnen", ob man das vordere Ende des postbranchial canal, „das unzweifelhaft die Bildungsstätte neuer Kiemen ist, dem eigentlichen Kiemendarm oder dem postbranchialen Kiemendarm zuzählen will".

Wie steht es nun aber mit *Gl. ruficollis*? Willey sagt, hier sei der postbranchial canal quite independent of, and dorsal to, the most posterior gill-slits (1899, p. 239), und verweist auf seine genauere Beschreibung. Dort (p. 263) heisst es: In *Pt. ruficollis* the branchial division of the gut comes to an abrupt end, and the postbranchial appears as an independent diverticulum of the gut, while the terminal gill-clefts together with the longitudinal grooves continued behind them in the dorsal wall of the gut, lie at the base instead of at the summit of the postbranchial canal. Und weiter sagt er: The postbranchial canal of *Pt. ruficollis* projects forwards for some distance beyond the region of its communication with the gut, as a coecal tube, resembling in this respects the condition described by Hill in *Pt. hedleyi*. Hier aber, meint er, the resemblance ends, for in *Pt. ruficollis* the walls of the diverticulum instead of being slightly folded as they are in *Pt. hedleyi*, are thrown into the most complicated folds, so that the cavity is greatly subdivided and in section appears as a multiple lumen. Its communication with the gut extends over a comparatively short distance, in fact there is little more than an elongated orifice of communication behind which it is again produced backwards, for a relatively long distance, as a coecal tube tapering slightly towards its posterior extremity. The lumen ceases some distance in front of its

posterior end, and the structure is then a solid mass of densely nucleated tissue.

Abgesehen von letzterer Bemerkung, die ich für höchst überflüssig halte, weil Querschnitte durch das Ende eines jeden Blindsacks ein derartiges Bild aufweisen und aufweisen müssen, macht diese Schilderung gewiss den Eindruck, dass wir es hier mit einem von dem sonst bekannten Verhalten sehr abweichenden postbranchial canal zu thun haben. Dass die Kiemenporen nicht an der dorsalen Seite desselben gelegen sind, sondern an dessen Basis, d. h. also ventral davon, erweist sich allerdings leicht als eine durch den vordern Blindsack hervorgerufene Erscheinung, deren Natur und Beziehungen zu den benachbarten Theilen wir bei *Gl. hedleyi* und *Gl. elongatus* jetzt hinlänglich kennen gelernt haben. Sehr geringen Werth kann ich ferner darauf legen, dass in dem Blindsack das Epithel in sehr complicirte Falten gelegt ist. Das ist auch bei *Gl. elongatus* der Fall, und *Gl. hedleyi* zeigt Aehnliches nach HILL's Abbildung tab. 22, fig. 11 rechts, wenn auch wohl in etwas geringerer Ausbildung. Endlich muss ich darauf hinweisen, dass WILLEY selbst ein Exemplar von *Pt. flava caledoniensis* erwähnt (1899, p. 239, Anm.), in dem er found the cavity of the postbranchial canal to be wide and its walls somewhat coarsely folded. Das Ungewöhnliche und Auffallende ist nach der Beschreibung, wenn diese einen normalen Zustand des postbranchial canal schildert, die Beschränkung der Verbindung mit dem Oesophagus auf eine enge Oeffnung und die Ausbildung auch des hintern Theils zu einem vom Darm getrennten und dorsal von ihm nach hinten ziehenden Blindsack. So wenigstens muss ich die nicht von Abbildungen begleitete Beschreibung der Einmündung und des hintern Theils verstehen. Eine Schwierigkeit könnte ich aber auch dann, wenn die Sachen wirklich so sind, darin nicht erblicken, denn es würde doch weiter nichts vorliegen als entweder eine streckenweise Verschmelzung der Seitenwände der Rinne und die Abtrennung ihres Grundes in der Form eines drüsigen Blindsacks, oder eine sehr kurze postbranchiale Rinne, die nicht nur nach vorn, sondern auch nach hinten zu einem Blindsack sich ausgestülpt hat.

Was den Schnitt durch den vordern Blindsack betrifft, den WILLEY's fig. 33 nahe seinem Vorderende und daher, weil die Wand durch Einbuchtungen getrennte Wülste besitzt, mit einem „multiple" oder „subdivided" Lumen zeigt, so kann ich nicht umhin, zu bemerken, dass die unregelmässigen Verdickungen, welche die darunter gelegene Darmwand rechts und links aufweist — ebenso in dem ein wenig weiter nach hinten geführten Schnitt fig. 32 — gerade wie bei meinem Exem-

plar von *Gl. elongatus* die ventralen Theile einiger weiter nach vorn gelegenen Kiemen umchliessen, die Willey nicht ausgezeichnet hat, so dass die Uebereinstimmung mit unserer Art darin noch grösser wäre.

Um aber über diese Fragen, die an der Hand der vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen nicht mit Sicherheit zu beantworten sind, zur Klarheit zu gelangen, habe ich selbst 2 Exemplare von *Gl. ruficollis*, die mir Herr Dr. Willey geschenkt hat, untersucht. Von einem habe ich Querschnitte, von dem andern Sagittalschnitte angefertigt. Das Ergebniss ist folgendes.

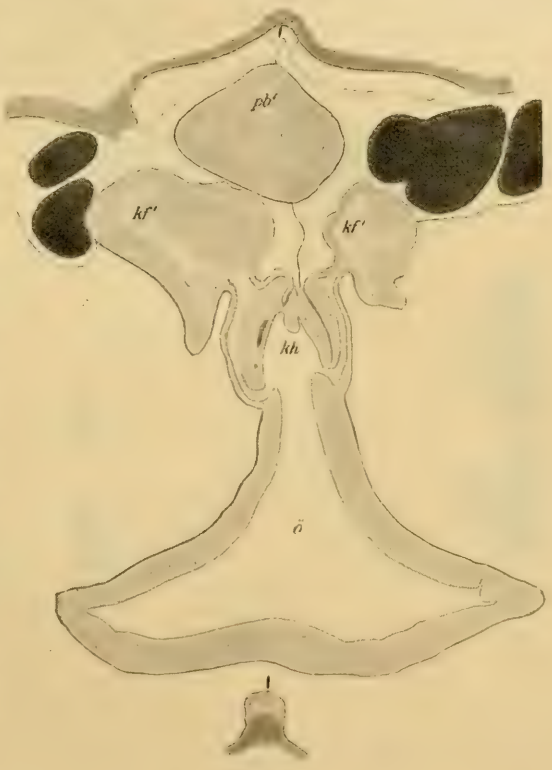


Fig. E.

Auf der Querschnittserie finde ich Alles vollkommen dem Gewohnten entsprechend. Nach vorn zu (Fig. E *pb*) erstreckt der Postbranchialdarm sich als ein Blindsack in den am Hinterende der Kiemenregion befindlichen, von zwei tiefen Gruben (*kf'*) eingefassten Vorsprung und liegt dabei über mehreren Kiemen (*kh*), erstreckt sich also nach Willey's Ausdrucksweise dorsal von den Kiemen in die Kiemenregion hinein. Verfolgt man dann die Schnitte weiter nach hinten, so gelangt man nach etwa 20 Schnitten, von denen die letzten ebenfalls noch Kiemenschnitte aufweisen, zur Communication mit dem Oesophagus, die sich durch einen engen, hohen Spalt vollzieht (Fig. F). So bleibt es auch in der Fortsetzung, allerdings nicht sehr weit — nur durch abermals etwa 20 Schnitte —, allein bis zum normalen Ende, d. h. bis zum Uebergang des postbranchialen Darms in den gewöhnlichen weiten Darmcanal der Genitalregion. Die auch sonst

getroffenen zwei seitlichen Falten erstrecken sich noch ziemlich weit in den letztern hinein. Es ist also vor allem zu constatiren, dass weder eine ungewöhnlich beengte Communication des dorsalen Theils mit dem Oesophagus noch eine Fortsetzung des erstern in Form eines nach hinten gerichteten Blindsackes sich findet. Ich will nicht im Geringsten bezweifeln, dass WILLEY's Beschreibung seinen Beobachtungen entspricht. Dann muss ihm aber, meines Erachtens, ein abnormes Exemplar vorgelegen haben. Was er an diesem gefunden hat, stellt nicht die für *Gl. ruficollis* charakteristische Form des postbranchialen Kiemendarms dar: die Art entfernt sich von den übrigen bisher bekannten in keinerlei Weise.

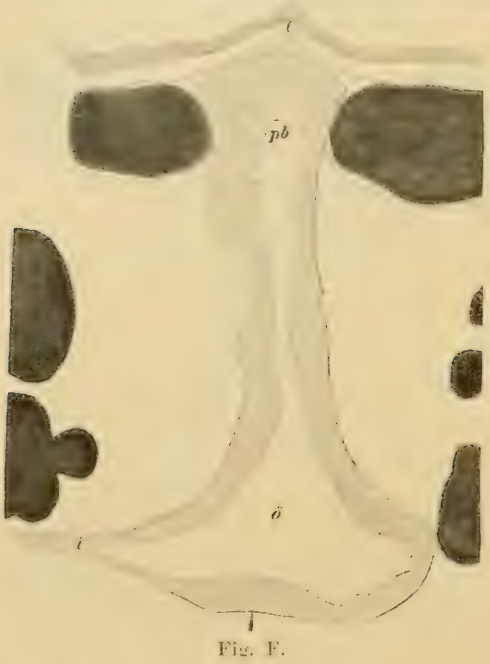


Fig. F.

Zu dem gleichen Ergebniss führt mich die Untersuchung der Sagittalschnitte. Es wurde dazu ein bedeutend kleineres Individuum verwendet, und in Folge dessen ist auch sein postbranchialer Darm viel kleiner. Die Schnitte (Fig. G *pb*) zeigen ihn uns als eine tiefe Nische, die sich an der dorsalen Seite unmittelbar hinter dem Kiemendarm (*kh*) befindet. Der Grund dieser Nische erstreckt sich über die hintersten Kiemen nach vorn zu. Nach hinten besteht ein offener Zusammenhang mit dem ventralen Theil. Von einem hintern Blindsack ist keine Spur vorhanden. Das hohe Epithel des postbranchialen Darms geht ohne Bildung eines solchen in das flachere des Darmcanals der Genitalregion (*i*) über.

Auch von der HILL'schen Art, *Gl. hedleyi*, habe ich ein durch die Freundlichkeit des Autors erhaltenes Exemplar an einer Querschnittserie untersucht. Ich kann dessen Angaben in allen wesentlichen Punkten bestätigen. Ich habe nur zu erwähnen, dass ein vorderer Blindsack (Fig. H) des postbranchialen Darms sich durch 14 Schnitte erstreckt, ehe man auf eine spaltförmige Communication mit dem

Oesophagus trifft. Diese (Fig. J) erstreckt sich durch 11 Schnitte bis zur Verbindung des postbranchialen Darms mit dem der Genitalregion (Fig. K). Den verbindenden Abschnitt finde ich auf meinen Präparaten

Fig. G.

Fig. H.

etwas höher als Hill, ebenso den dorsalen erweiterten Theil, der dabei etwas weniger breit ist. Kurz und gut, ich finde auch dieses Object den gewöhnlichen Verhältnissen mehr entsprechend und in keinem

Punkte einen Zustand, der etwa dieser Art eine besondere Stellung in dieser Hinsicht anweisen würde. Ich will bemerken, dass das von mir untersuchte Exemplar augenscheinlich etwas jünger war als das von HILL beschriebene, da bei diesem die Gonaden die ziemlich ansehnliche Grösse, die sie bis zum Hinterende der Kiemenregion besitzen, dahinter aufgeben, während HILL sie als ziemlich grosse Organe mit einem medialen und einem lateralen Sack sich in die Genitalregion erstreckend fand und angiebt, dass sie erst eine kurze Strecke vor den Leibersäckchen endigen (1897, p. 209, tab. 22, fig. 12).

Fig. J.

Fig. K.

Bezug nehmend auf meine obige Bemerkung, dass auch der von mir in meiner Monographie für *Gl. minutus* und *Gl. sarniensis* erwähnte Blindsack am Ende des Kiemendarms ein solcher postbranchial canal sei, habe ich hinzuzufügen, dass ich mich für erstere Art durch Untersuchung meiner alten Schnittpräparate, für letztere durch Anfertigung einer neuen Querschnittserie hiervon überzeugt habe. Bei *Gl. minutus* ist der postbranchiale Darm sehr kurz und daher in der That für nähere Forschungen nicht besonders geeignet. Dass er an einem Flächenpräparat ein Bild, wie ich es tab. 2, fig. 12 dargestellt habe, bieten muss, be-

darf kaum einer nähern Erläuterung, und es ist vielleicht auch zu entschuldigen, dass ich damals geneigt war, darin einen „klappenartigen" Verschluss der Kiemenhöhle nach hinten zu erblicken (1893, p. 47). Man braucht nur zu erwägen, dass, wie p. 57 ausdrücklich bemerkt, die „Ränder des Blindsacks an einander gezogen" waren, um den Zustand herzustellen, den der postbranchial canal sonst darbietet. Bei *Gl. sarniensis* ist dieser Darmtheil sehr ausgedehnt. Es ist wie bei *Gl. hedleyi* und *Gl. ruficollis* am Hinterende der Kiemenregion jederseists eine tiefe Grube vorhanden, in die die letzten Kiementaschen einmünden, zwischen beiden ein hoher dorsaler Kiel des Körpers, und in dessen Hohlraum springt ein vorderer Blindsack der Postbranchialrinne hinein. Dieser erstreckt sich einige 20 Schnitte weit dorsal von den Querschnitten der hintersten Kiemen. Von da ab, wo er als dorsaler erweiterter Theil mit mächtigen, gefalteten Wandungen durch einen engen Spalt mit dem Oesophagus in Verbindung steht, verfolgt man ihn über 50 Schnitte bis zum Uebergang in den Darmcanal der Genitalregion.

Ich darf wohl annehmen, dass mit dieser Darstellung des postbranchialen Kiemendarms dessen morphologische Verhältnisse einigermaassen geklärt sind und der Beweis geliefert ist, dass dessen Beziehungen zum Kiemendarm und seinen Kiemen einerseits, zum Darm der Kiemenregion andrerseits überall wesentlich die gleichen sind. Willey hat aus seinen Beobachtungen nach seiner Gewohnheit sehr weitgehende Schlüsse gezogen. Auf p. 264 stellt er seine Befunde an *Ptychodera flava* und *Gl. ruficollis* einander in kurzen Sätzen gegenüber und sagt dann: My deduction from the foregoing data is, that the postbranchial canal represents what was formerly a greater posterior extension of the pharynx [i. e. des Kiemendarms]; that it is, in fact, the more or less metamorphosed relic of a portion of a primitively more extensive perforate pharynx. In *Pt. flava*, as well as in *Pt.* [*Balanoglossus*] *carnosa*, it is still the seat of origin of new gill-clefts in the normal position. But in *Pt.* [*Gl.*] *ruficollis*, as well as in *Pt.* [*Gl.*] *hedleyi* it is emancipated from any connection with the gill-clefts. Dieser Schlussfolgerung ist durch den Nachweis, dass sie sich für die beiden letztern Arten entweder auf irrige Annahmen (*Gl. hedleyi*) oder auf die Beobachtung abnormen Verhaltens eines Individuums (*Gl. ruficollis*) stützt, jeder Boden entzogen. Bei allen Ptychoderiden hat der postbranchiale Kiemendarm genau ebenso viel oder ebenso wenig Beziehungen zur Bildung der Kiemen. Nimmt man für *Ptychodera flava* etc. an, dass die Bildungsstätte der Kiemen nicht dem eigent-

lichen Kiemendarm mehr, sondern dem vordersten Theil des postbranchialen Darms angehört — eine scharfe Grenze ist, wie bemerkt, zwischen beiden nicht vorhanden —, so muss man nothgedrungen dasselbe für *Gl. hedleyi* und *ruficollis* gelten lassen. Da immerhin das Epithel des postbranchialen Darms durch einen Drüsenreichthum ausgezeichnet ist, der dafür spricht, dass diesem eine besondere Function zukommt, so scheint es mir am besten, die Grenze zwischen diesen beiden Theilen hinter dem letzten Kiemenpaar anzunehmen. Auch die Anwesenheit eines vordern Blindsacks, auf die Willey Gewicht legt und durch die er ja schliesslich auf seine irrthümliche Auffassung geführt wurde, wird man nicht zu sehr betonen dürfen. Zwar habe auch ich ihn bei den verschiedenen Formen von *Pt. flava* niemals gefunden, dagegen bei allen oben aufgeführten Arten, bald länger, bald kürzer. Contractionsverhältnisse und die bis zu gewissem Grade immer etwas zufällige Schnittrichtung werden die Ausdehnung erheblich beeinflussen müssen. Einen irgendwie principiellen Unterschied aber wird es nie bilden können, ob das vordere Ende mehr oder weniger zu einem Blindsack ausgezogen ist. Für die Herleitung einer ehemaligen weitern Ausdehnung des von Kiemen durchbohrten „Pharynx" liefern die vorliegenden Beobachtungen vollends nach meinem Urtheil nicht die allergeringste Grundlage. Was Willey an einer andern Stelle von andern Thatsachen, namentlich dem Vorkommen von „Darmpforten" und dem Verhalten des Wimperstreifens des Darms, als evidences of unlimited gill-slits heranzieht, soll in dieser Arbeit nicht weiter berücksichtigt werden. Es wird sich dazu später Gelegenheit bieten.

In einer Beziehung unterscheidet sich der postbranchiale Darm im weitern Sinne, also der postbranchial canal Willey's oder die dorsale Rinne, der von mir sogenannte postbranchiale Kiemendarm, nebst dem damit in Verbindung stehenden Theil des Oesophagus, bei allen später untersuchten Ptychoderiden von dem entsprechenden Darmtheil bei *Ptychodera erythraea* und *bahamensis* durch den Mangel der unter den Lateralsepten entspringenden Muskelschleifen.

Dagegen besitzen jedenfalls manche der seither beobachteten Ptychoderiden in der Gegend des postbranchialen Darms jenen merkwürdigen Blutgefässapparat, welchen ich bei den zwei genannten Arten gefunden und beschrieben habe, paarige Gefässe, welche durch die dorsale Cölomkammer ziehen und eine Verbindung zwischen dem Rückengefässtamm und den in den Lateralsepten verlaufenden Seitengefässen herstellen. Weder Hill noch Willey haben diesen Ge-

fässen ihre Aufmerksamkeit geschenkt, die sie doch wohl verdienen. Ich habe sie inzwischen bei *Pt. flava laysanica* und *caledoniensis* sowie in etwas abweichender Anordnung und Lage bei *Pt. fl. funafutica* angetroffen, und ich werde zeigen, dass sie auch bei *Gl. elongatus* vorhanden sind. Hier sind sie, da sie sich sehr einfach verhalten, leicht zu untersuchen.

Etwa in dem Querschnitt, der zuerst die Verbindung des vordern Blindsacks mit dem übrigen Darm zeigt (Fig. 21), sieht man aus dem Rückengefässtamm ventralwärts ein weites Gefäss entspringen, das allmählich weiter ventralwärts und in etwa 25 Schnitten nach hinten zieht. Dort theilt es sich unmittelbar über der Darmwand (Fig. 22) in zwei Gefässe, die man nun leicht in wenigen Schnitten, nur durch einen geringen Abstand von der dorso-lateralen Darmwand getrennt, aber ganz deutlich frei durch die vom Lateralseptum begrenzte dorsale Cölomkammer, jederseits bis in ein ziemlich weites Gefäss verfolgen kann, das der Länge nach hier im Lateralseptum longitudinal verläuft. In der Abbildung Fig. 22, welche die Fortsetzung des dorsalen Gefässtammes schon getrennt von diesem an der Darmwand zeigt, hätte ich die beiden „seitlichen Gefässcommissuren der Postbranchialregion", wie ich sie nennen will, leicht aus einigen wenigen Schnitten zusammenzeichnen können. Man wird aber auch an der gegebenen Darstellung eines einzelnen Schnittes, wo ausser der Theilung über dem Darm nur die ventrale Strecke des rechten Gefässes zu sehen ist, den ganzen Verlauf leicht entnehmen können. Die Lateralsepten hefteten sich zunächst ventral von diesen Gefässen an die Wand des postbranchialen Kiemendarms. Gegen die Stelle aber, wo dieser in den Darm der eigentlichen Genitalregion einmündet, rücken sie bis an das ventrale Ende des dorsalen Mesenteriums hinauf, berühren einander also, aber nur eine kurze Strecke, denn sobald der Darm seine volle Ausdehnung gewonnen hat und damit einen fast vierkantigen Durchschnitt zeigt, sieht man sie sich in der gewohnten Weise etwa an der Grenze zwischen der Rücken- und der Seitenwand des Darms anheften (Fig. 23 links).

Ich habe ferner meine Präparate von *Gl. hedleyi* und *Gl. ruficollis* auf das Verhalten der Gefässe hin durchgesehen. Die von letzterer Art waren sehr ungeeignet dazu, indem nicht nur die Gefässe sämtlich blutleer waren, sondern bei dem in Querschnitte zerlegten Exemplar auch die ungeheuer mächtigen (männlichen) Gonaden die Cölomräume fast ganz ausfüllten und obendrein zum Theil geplatzt waren. Bei dem kleinern Individuum waren allerdings die Gonaden noch von

sehr geringem Umfang, allein die Darmtheile waren hier sehr dicht zusammengedrängt, und ausserdem sind Längsschnitte für derartige Untersuchungen sehr ungünstig. Obendrein scheinen die betreffenden Gefässe sehr kurz und auf die nächste Umgebung des Uebergangsgebiets zwischen postbranchialem Darm und Darm der Genitalregion beschränkt zu sein; wenigstens zeigten sich Gefässe, in denen ich die in Rede stehenden erkennen möchte, an dieser Stelle.

Bei *Gl. hedleyi* bestehen dagegen die gewöhnlichen Verhältnisse. Im Bereich des vordern Blindsacks und der grubenförmigen Vertiefungen der Kiemenfurchen zweigen sich aus dem dorsalen Gefässstamm zwei seitliche Gefässe ab und verlaufen dicht über der postbranchialen Rinne schräg nach hinten bis zu einem Längsgefäss, das im Lateralseptum verläuft. Das linke sieht man in Fig. J, das rechte in Fig. K eine Strecke weit.

Endlich habe ich auch *Gl. sarniensis* darauf angesehen und ebenfalls die normalen Verhältnisse gefunden. Die Gefässe entspringen hier sehr weit gegen das Hinterende des postbranchialen Kiemendarms aus dem dorsalen Gefässtamm und münden nach kurzem, nur wenig nach hinten gerichtetem Verlauf in die Längsgefässe des Lateralseptums ein.

Es gewinnt also immer mehr den Eindruck, dass wir es in den beiden Quergefässen der Region des postbranchialen Kiemendarms nicht nur, wie ich in meiner Monographie angenommen hatte, mit einer Eigenthümlichkeit der Gattung *Ptychodera* — *Pt. erythraea, bahamensis* und den seither untersuchten Formen von *Pt. flava* — zu thun haben, sondern mit Gefässen, welche bei allen mit einem postbranchialen Darm ausgestatteten Enteropneusten, bei den Ptychoderiden also, vorhanden sind, wenn auch mit gewissen Modificationen, zu deren endgültiger Feststellung noch weitere Untersuchungen erforderlich sind.

Die Gonaden.

Die Gonaden enthalten bei dem untersuchten Individuum trotz seiner Grösse nirgends Genitalzellen, an denen man das Geschlecht erkennen könnte. Dieselben sind vielmehr, abgesehen von den langen und schlanken Ausführungsgängen, ganz mit Dotterballen angefüllt. Von diesen ganz unabhängig liegen an der Wand der Gonaden hie und da Häufchen oder auch wohl längliche Züge von jungen Genitalzellen, denen man aber noch nicht ansehen kann, ob Ei- oder Samenzellen aus ihnen geworden sein würden.

Die im vordern Theil der Branchialregion, solange deren Genitalwülste schmal sind, vorhandenen Gonaden ziehen sich als längliche

Stränge zwischen den Kiementaschen und der Seitenwand des Körpers hinab bis in den weitern Theil des Cöloms, der zwischen Kiemendarm und Oesophagus einschneidet. Wenn dann die Genitalwülste breiter werden, so finden die Gonaden fast ausschliesslich in diesen Platz. In allen diesen Fällen sind es einfache oder höchstens — was ich an Querschnitten nicht feststellen konnte — in longitudinaler Richtung sich verästelnde Organe. In der Nähe des Hinterendes der Genitalregion, noch im Bereich dieser, tritt eine Verästelung in querer Richtung auf: d. h. es kommt zu jedem neben den Kiementaschen gelegenen lateralen Gonadenast ein medialer, der in der dorsalen Cölomkammer, dorsal vom Lateralseptum, gelegen ist.

Eine Aeusserung von Hill bei Gelegenheit der Beschreibung der Gonaden von *Gl. hedleyi* giebt mir willkommene Veranlassung, einen Punkt in meiner ältern Darstellung der Gonaden von *Gl. minutus* und *sarniensis* richtig zu stellen. Wie Hill ganz zutreffend angiebt, habe ich (1893, p. 653) erklärt: „Soweit diese [die Kiemen] reichen, sind die Gonaden bei *Pt.* [*Gl.*] *minuta* und *sarniensis* fast immer einfache, unverzweigte Säcke.“ Dagegen findet er sie bei *Gl. hedleyi* immer reich verzweigt. Nun, verzweigt sind sie bei jenen beiden andern Arten ebenfalls, allein nicht auf einem Querschnitt — und so war es gemeint gewesen! —, sondern nur in longitudinaler Richtung. In dem Bestreben, den Unterschied der Gonaden von *Glossobalanus* in der Kiemenregion zu denen in der Genitalregion einerseits und zu denen bei *Balanoglossus* andrerseits scharf hervorzuheben — und dieser ist thatsächlich durch das Verhalten auf den Querschnitten scharf charakterisirt — bin ich zu einem Ausdruck gekommen, der das Verhalten in der Kiemenregion unvollständig darstellt und die Annahme hervorruft, in dieser wären die Gonaden unverästelt. Das ist, wie ich jetzt ausdrücklich bemerken will, bei keiner der bis jetzt bekannten *Glossobalanus*-Arten der Fall.

Das Lateralseptum setzt sich, wie in allen solchen Fällen, im Bereiche der Gonadenmündung nicht direct an die Submedianlinie, sondern tritt in den Winkel, den die beiden Gonadenäste bilden, wo auch die Seitengefässstämme liegen. Der mediale Ast reicht bis nahe an den Rückengefässstamm, der laterale nimmt den grössern Theil der Seitenhöhle ein. Dieses für *Gl. elongatus* charakteristische Verhalten, dass die Theilung der Gonaden in zwei Aeste schon im hintern Ende der Kiemenregion eintritt, findet sich ganz ähnlich bei *Gl. sarniensis* (Monogr., p. 115). Genau bezeichnen kann ich die Lage der Theilung nicht, da sie bei dem vorliegenden Individuum rechts und

links verschieden ist: links tritt der erste mediale Ast etwa 20 Schnitte vor dem hintersten Kiemenporus auf, rechts erst ungefähr mit demselben zusammen, sogar 4 Schnitte dahinter. Da dieser hinterste Theil der Kiemenreihen in Folge der Contraction sicher aus seiner normalen Lage gebracht ist, dürfen wir diesen Unterschieden nicht zu viel Bedeutung beilegen.

Bei *Gl. ruficollis* und *Gl. hedleyi* fallen nach den Abbildungen von Willey (1899, tab. 30, fig. 31) und Hill (1897, tab. 21, fig. 9) die Genitalporen in den Bereich der Kiemenfurchen, also weiter medianwärts als bei *Gl. elongatus*. Weiter nach hinten verhalten sich bei der zweiten Art die Mündungen dagegen wie hier, während bei Willey's Art, wo Genitalwülste nur ausserordentlich schwach entwickelt sind, das Abrücken der Submedianlinien und mit ihnen der Genitalöffnungen nach den Seiten sehr gering sein dürfte; nähere Beschreibungen und Abbildungen giebt Willey davon nicht. Dagegen können wir aus seiner fig. 32, tab. 30, ablesen, dass, ebenso wie bei *Gl. hedleyi* nach Hill's fig. 11, tab. 22, mediale Gonadenäste bereits im hintern Theil der Kiemenregion oder mindestens vor dem postbranchialen Darm auftreten. In Bezug auf die vordere Grenze der Gonadenreihen in der Kiemenregion macht nur Willey für *Gl. ruficollis* eine Angabe, nämlich dass die ersten Genitalöffnungen zwischen dem 5. und 6. Paar von Kiemenporen gelegen sind. Dass sich Theile der Gonadensäcke selbst weiter nach vorn, bis zur 1. oder 2. Kiementasche, erstrecken, hat natürlich keine tiefere Bedeutung.

Weiter habe ich über die Genitalregion nicht viel hinzuzufügen. Ob mein Object bis an deren Hinterende oder nahezu bis daran reicht, lässt sich nicht sicher entscheiden, doch wird es dadurch sehr wahrscheinlich, dass sich auf Schnitten, welche ich ungefähr 2 cm vor dem hintersten Ende des Objects geführt habe, nur noch bedeutend kleinere Gonaden finden als im vordern Theil, ein Umstand, der dafür sprechen dürfte, dass bei dieser Art die Gonaden nach hinten zu nicht weiter oder nicht viel weiter als die Genitalregion reichen.

Wimperstreifen habe ich auf diesen Schnitten noch nicht angetroffen. Die Wand ist niedrig und zeigt an der ventralen Seite eine mediane und zu beiden Seiten je drei Falten, woraus ich schliesse, dass eine ventrale mediane Längsfurche und seitliche schräge Furchen, ähnlich, wie ich es kürzlich für *Pt. flava* (1903, p. 315) beschrieben habe, vorhanden sind.

Histologisches.

Ich will nun noch über verschiedene Organe von *Gl. elongatus* einige histologische Beobachtungen hinzufügen, die ich im Obigen unerwähnt gelassen habe, um die Darstellung nicht dadurch zu unterbrechen.

In der Haut sind immer dreierlei Elemente zu unterscheiden, die alle drüsigen Charakter haben dürften, nämlich erstens grosse Körper, die eine grob alveoläre Structur zeigen, mit dunklen, in Hämatoxylin gefärbten Netzen und hellen Hohlräumen. Dieselben reichen oft durch fast alle Lagen der sehr mächtigen Epidermis hindurch bis gegen deren Nervenfaserschicht. Zweitens sind bedeutend kleinere, schlankere, gestreckt birnförmige Körper vorhanden, mit einer fein körneligen Structur. Die meisten sind im Orange-G gefärbt, während einige ganz oder theilweise die zuerst angewandte Hämatoxylinfärbung festgehalten haben. Sie erstrecken sich sehr verschieden weit in die Epidermis hinein; viele bleiben auf eine oberflächliche Lage beschränkt; hin und wieder sind aber welche so lang, dass sie fast bis an die Nervenfaserschicht reichen. Endlich finden sich zahlreiche helle Zellen, die den Eindruck ganz leerer, länglicher Blasen machen. Zwischen diesen drüsigen Elementen liegen fadenförmige Zellen, welche die Grundmasse der Epidermis bilden und mit ihren basalen Fortsätzen an manchen Stellen deutlich durch die Nervenfaserschicht bis zur Grenzmembran gehen. Kerne, die im basalen Theil der Zellenlage zwischen den letztern gelegen sind, werden wohl die Zellen repräsentiren, von denen die Nervenfasern ausgehen.

Solche drüsenreiche Gebiete der Epidermis sind im Bereich des Rumpfes in der oben erwähnten Weise zu Wülsten angeordnet und durch drüsenfreie und daher sehr viel niedrigere Strecken getrennt.

In der Epidermis der Eichel fehlen diese letztern, dieselbe hat daher eine nahezu gleichmässige Dicke. Die grob alveolären und die wasserhellen Drüsenzellen sind hier sehr spärlich, es herrschen also die feinkörnigen vor, ja sind hier massenhaft vorhanden. Auf dem Eichelhals aber, und auch den Kiel des Eichelskelets bekleidend, treten wieder massenhafte grob alveoläre Drüsenzellen auf und hier sind sie fast die einzigen Elemente der Epidermis.

Im vordern Theil des Kragens, soweit etwa die äussere Ringmusculatur sich erstreckt, sind die Verhältnisse wesentlich so wie an der Eichel. Dahinter treten besondere Drüsenbildungen auf, und zwar oberflächlich becherförmige, meist hellblaue oder gelbliche Drüsen, zum Theil ohne erkennbaren Inhalt, zum Theil mit fein körnigem, und dazwischen in Hämatoxylin tief blau gefärbte Stränge, von denen ich aber nicht sicher entscheiden kann, ob es besondere lange, schmale Drüsenzellen oder nur die peripherischen Enden von einer für diesen Theil des Kragens eigenthümlichen Form von langen, dünnen Schläuchen sind, die ich ebenfalls als drüsig betrachten möchte; sie weisen einen gelblich-bräunlichen Ton und eine feine Körnelung auf. Entsprechende Zellen habe ich in dem ersten meiner „Neuen Beiträge" tab. 26, fig. 24 und 26 abgebildet. Im nächsten Abschnitt der Kragenepidermis werden wieder die fein körnigen Becherzellen in oberflächlicher Lage sehr zahlreich, während in dem hintersten Theil gegen den Rumpf, also hinter der typischen Ringfurche, grob alveoläre Drüsenzellen auftreten. Diese hintersten Abschnitte des Kragens eigneten sich zu einer nähern Untersuchung nicht, wie ich denn überhaupt nochmals erwähnen will, dass der Mangel an Längsschnitten die genauere Unterscheidung der Abschnitte der Kragenepidermis sehr erschwert hat.

Von sehr ungewöhnlichem Verhalten ist das Epithel der Mundhöhle oder des Schlundes, also des vom Kragen umschlossenen Abschnitts des Darmcanals. (Willey bezeichnet als Pharynx das, was ich Kiemendarm nenne; ich gehe auf die Frage, ob man besser den einen oder den andern Theil als Pharynx bezeichnet, hier nicht ein.) Während sonst gewöhnlich eine Structur vorherrscht, die der angeblichen Chordastructur des Eicheldarms entspricht und über deren Bau ich meine Ansichten in meiner Monographie p. 483 ff. geäussert habe, wird bei *Gl. elongatus* der oberflächliche Theil von dicht stehenden Drüsenzellen eingenommen, meistens grob alveolären, zwischen denen fein körnige vorhanden, theilweise unter erstere hinabreichend in das eine deutlich fädige Structur aufweisende tiefere Epithel. Mir ist bis jetzt keine Enteropneustenform mit so mächtigen Drüsenzellen des Schlundes bekannt. Nur *Gl. ruficollis* scheint sich ähnlich zu verhalten, doch war das Exemplar (von dem ich Sagittalschnitte untersuchen konnte) histologisch nicht gut genug erhalten, um das mit voller Sicherheit sagen zu können, und Willey bemerkt darüber nichts.

Das Epithel von dieser Structur setzt sich nun fort einerseits in den Eicheldarm, andrerseits in den Kiemendarm. Der Hals des erstern enthält ein Epithel, das ganz überwiegend von den genannten zwei Formen von Drüsenzellen gebildet wird. Auch für *Gl. hedleyi* erwähnt Hill (1897, p. 336) numerous glands, hauptsächlich an der dorsalen Seite. Willey's Ausdruck, dass bei *Gl. ruficollis* der Hals sich „apparently in a condition of mucous degeneration" befinde, muss ich für eine sehr unzutreffende Beschreibung halten. Anwesenheit von Drüsenzellen bedeutet doch keine „schleimige Degeneration". Von einer Degeneration ist auf meinen Präparaten, die trotz ihrer mässigen histologischen Erhaltung die Drüsenzellen in reichlicher Menge, wenn auch bedeutend weniger zahlreich als bei *Gl. elongatus*, erkennen lassen, keine Spur zu bemerken. Gegen den ventralen Blindsack werden die Drüsenzellen spärlicher, sie erhalten sich aber, und zwar beide Formen, die grob alveolären vorherrschend, durch den ganzen Eicheldarm bis zu dessen Vorderende. Wo dessen Wände dick werden, zeigen die Zellen die charakteristische Fadenstructur, die auf vielen Stellen, wo die Verlaufsrichtung der Fäden in die Ebene des Schnittes fällt, besonders deutlich ist, während auf quer durchschnittenen Strecken eine netzförmige Structur hervortritt, in der man aber eine tiefere Uebereinstimmung mit derjenigen einer Chorda dorsalis nicht erkennen kann. Wo endlich, wie im mittlern Theil des Körpers des Eicheldarms dessen dorsale Wand und in den Seitenhöhlen des ventralen Blindsacks deren Aussenwände, die Wand niedrig sind, ist immer der epitheliale Charakter sehr deutlich. Im Gebiete des ventralen Blindsacks sind nicht nur die Zellen sehr hoch, sondern es muss durch wechselnde Höhe an verschiedenen Stellen ein ungemein complicirtes Lumen entstehen, das auf den hintersten Querschnitten in Gestalt mehrerer kleiner, getrennter Lumina auftritt (Fig. 4). Sagittalschnitte würden dafür wahrscheinlich sehr lehrreich gewesen sein.

Die gleiche Ausstattung mit Drüsenzellen wie im Schlund behält das Epithel des Darmcanals, wie gesagt, in der Kiemenregion bei, und zwar im Epibranchialstreifen, auf dem Zungenrücken und im Oesophagus, und zwar in letzterm nicht nur im Kiemendarm, sondern auch im postbranchialen Theil, einschliesslich des die Verbindung mit der dorsalen Rinne herstellenden engen Abschnitts, und selbst im Darmcanal der Genitalregion, wo das Epithel viel niedriger wird, bleiben die Drüsenzellen erhalten, vorzugsweise die grob alveolären. Besonders zu erwähnen sind einerseits die Grenzwülste, andrerseits der post-

branchiale Kiemendarm. In den erstern werden die Drüsenzellen etwas spärlicher, und die indifferenten Epithelzellen treten als lange, auf den Schnitten fächerförmig sich ausbreitende Fadenzellen auf. Dazwischen findet man dann und wann ziemlich grob körnelige, in Hämatoxylin dunkelblau gefärbte Körper, deren Inhalt eine gewisse Aehnlichkeit mit dem geronnenen Blut in den gleichen Präparaten hat. Dass es solches sein sollte, glaube ich kaum, es müsste sich denn um Extravasate aus dem unter dem Grenzwulst entlang ziehenden Gefäss handeln. Es erinnern die Körper auch manchmal sehr an Gregarinen. Einige Male fand ich sogar einen runden hellen Raum mit einem grossen dunklern Körper darin, der ganz an den Kern mit seinem Binnenkörper bei einer Gregarine erinnert. Allein das ausschliessliche Vorkommen an dem erwähnten Punkte des Epithels, im Grenzwulst, dürfte doch wohl nicht für Gregarinen sprechen. Dann wäre es das Wahrscheinlichste, dass wir es mit einer besondern Form von Drüsen zu thun haben. Dagegen spricht aber deren durchaus sporadische Verbreitung: auf grossen Strecken findet man keine Spur davon, an andern Stellen sind sie dagegen in vielen auf einander folgenden Schnitten häufig, während man endlich in grössern freien Gebieten hie und da einzelne trifft. Im Ganzen scheint mir das Meiste für eine Deutung als parasitische Protozoen zu sprechen, wie ich sie in ähnlicher Lage ja auch bei andern Enteropneusten beobachtet habe (s. z. B. Monogr., p. 258). Zu einer sichern Entscheidung reicht aber mein Material nicht aus.

Die Wand des postbranchialen Kiemendarms, also der dorsalen Rinne dieses Darmabschnitts und ihres vordern Blindsacks, zeigt ein sehr hohes, durch niedrigere Stellen unterbrochenes Gewebe, das mithin Wülste, keine eigentliche Falten, bildet von verschiedener Gestalt. An der Oberfläche, gegen das Lumen, enthält es ziemlich zahlreiche becherförmige Drüsenzellen. Darunter liegen, ungefähr auf eine ähnliche Tiefe sich erstreckend, längliche Kerne in wechselnder Höhe, ziemlich intensiv gefärbt, und endlich folgen auf solchen Stücken, die in der Verlaufsrichtung getroffen sind, längliche Zellen mit weniger stark gefärbten rundlichen Kernen, ebenfalls in verschiedenen Höhen gelegen. Diese Zellen, die in mancher Beziehung an diejenigen der zweiten Epidermiszone des Kragens erinnern, halte ich wie diese für Drüsenzellen. Der postbranchiale Kiemendarm erweist sich somit, wie es auch die Meinung von Hill ist, als ein drüsiges Gebilde, und zwar in seinem Bau abweichend von der übrigen Darm-

wand. Auch in dieser Hinsicht gehört derselbe also nicht zum Kiemendarm.

Von den übrigen Organen soll nur gewisser Theile des Nervensystems an dieser Stelle noch gedacht sein.

Die zelligen Bestandtheile des Kragenmarks tragen durchweg den Charakter eines einschichtigen Epithels, dessen fadenförmige Zellen zum Hohlraum radiär gestellt sind. Die Kerne, die gegen den basalen Theil gelegen sind, befinden sich in verschiedener Höhe. Basale Fortsätze der Zellen reichen durch die Nervenfaserschicht bis an die Grenzmembran. Zwischen diesen Zellen finden sich in regelloser Anordnung Drüsenzellen, und zwar helle ohne sichtbaren Inhalt und solche mit feinen Körnchen. Ausserdem ist eine allem Anschein nach nicht geringe Zahl von „riesigen Ganglienzellen" mit grossem, bläschenförmigem Kern und einem oft weit in die Nervenfaserschicht verfolgbaren Fortsatz vorhanden. Wie gewöhnlich sind diese Zellen und ihre Fortsätze sehr zart und daher häufig zu Grunde gegangen, so dass man nur die von ihnen hinterlassenen Lücken und in dem Mittelpunkte des dem Zellkörper entsprechenden rundlichen Hohlraums den Kern sieht. In einigen Fällen ist übrigens auch das Protoplasma in feinkörniger Beschaffenheit recht gut erhalten. Ausser diesen riesigen Nervenzellen werden kleine vorhanden sein, auf die ich Kerne zwischen den basalen Theilen der Epithelzellen beziehe. — Das Lumen ist von einer ziemlich dicken, augenscheinlich aber weichen Membran ausgekleidet, die hier und da von der Unterlage etwas abgehoben ist. Im Hohlraum finden sich in verschiedener Menge kleine blasse Kügelchen, offenbar Gerinnungsproducte, manchmal auch deutlich Secretklumpen der angrenzenden Drüsenzellen. — Die Nervenfaserschicht ist auf der ventralen Seite von gleichmässiger Dicke, nicht ganz so dick wie das Epithel, wird seitlich ein wenig dünner und fällt dann auf der dorsalen Seite ziemlich plötzlich auf einen bedeutend geringern Durchmesser ab, erscheint in der Mitte aber wieder etwas verstärkt (Fig. 13, 17).

Der dorsale Nervenstamm zeigt in gewohnter Weise einen in der Mitte höchsten, also auf dem Querschnitt dreieckigen, der ventrale einen gleichmässig hohen, auf dem Querschnitt mehr rechteckigen Faserstrang.

Begreiflicher Weise habe ich bei der Aehnlichkeit von *Gl. elongatus* mit *Gl. sarniensis* auch auf die bei dieser gefundenen Zellen- und Faserzüge zu beiden Seiten des dorsalen Gefässtammes, die ich dort

mit allem Vorbehalt als ein sympathisches Nervensystem gedeutet habe, geachtet. Thatsächlich habe ich an den entsprechenden Stellen ganz ähnliche Zellen gefunden, dagegen ist es mir nicht gelungen, damit verbundene Faserstränge zu beobachten. Die Anwesenheit eines sympathischen Nervensystems hat also durch die Beobachtungen an dem einen Individuum der neuen Art nicht bestätigt werden können.

Giessen, den 24. November 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 20—22.

Die Abbildungen beziehen sich sämmtlich auf *Glossobalanus elongatus n. sp.* und sind mit dem WINKEL'schen Zeichenapparat bei der angegebenen Vergrösserung entworfen; die Ausführung ist meistens bei etwas stärkerer Vergrösserung vorgenommen. In der Mehrzahl der Figuren ist diese jedoch unterblieben und die Organe nur mit verschiedenen Tönen angelegt, das Blut roth, die Nervenfaserschicht gelb, die übrigen dunkler oder heller grau.

cöa Kragencölom
cöp' Perihämalräume
div Eicheldarm
eh Eichelhöhle
ehv ventrale Tasche derselben
h Herzblase (Pericardialblase)
kh Kiemendarm
ks Kiemenseptum
kz Kiemenzunge
lm Längsmusculatur
nd dorsaler Nervenstamm
ndk Kragenmark
nv ventraler Nervenstamm
ö Oesophagus
pb postbranchialer Kiemendarm
pb' vorderer Blindsack desselben
pe Eichelpforte
rm Ringmusculatur
sdk dorsales Septum des Kragens
sk Eichelskelet
sl Lateralseptum
sv ventrales Eichelseptum.

Tafel 20.

Fig. 1. Querschnitt des vordern Theils der Eichelorgane: Herzblase, Glomerulus und Eicheldarm, letzterer mit weitem Lumen und verhältnissmässig dünner Wand, in der eine Anzahl verschiedener Drüsenzellen liegen. 58 : 1.

Fig. 2—6. Querschnitte von der Basis und dem Hals der Eichel. 58 : 1.

Fig. 7—9. Solche aus dem Uebergang zum Kragen und dessen vordersten Theil. 58 : 1.

Tafel 21.

Fig. 10. Querschnitt der Kiemenregion. Die Umrisse sind einem Präparat entlehnt, die Kiemen in diese unter Berücksichtigung andrer schematisch eingetragen, die Blutgefässe im dorsalen Theil der rechten Kieme nach einem Präparat. Von der Längsmusculatur ist, wie in Fig. 19—23, nur die innere Begrenzung angegeben.

Fig. 11. Querschnitt der rechten Kragenpforte. 105 : 1.

Fig. 12. Stück eines Horizontalschnitts der Kiemenregion. 105 : 1.

Fig. 13—15. Drei Querschnitte des Kragenmarks. Fig. 13 zeigt einen grössern medianen und einen kleinern lateralen Hohlraum, Fig. 14 den Ursprung des Haupthohlraums der ersten Wurzel aus dem des Kragenmarks; Fig. 15 hat diese Wurzel in grösserer Ausdehnung getroffen, darin zahlreiche kleinere Hohlräume, einen davon mit dem des Kragenmarks verbunden. 105 : 1.

Fig. 16. Etwas schräger Querschnitt der ersten Wurzel, zwischen Kragenmark und Haut getroffen.

Fig. 17 u. 18. Zwei Querschnitte des Rückenstrangs des Kragens mit Berücksichtigung des Kragenmarks und der Blutgefässe. 105 : 1.

Tafel 22.

Fig. 19. Querschnitt des hintern Theils der Kiemenregion mit dem kielartigen Vorsprung des mittlern Theils der dorsalen Fläche. 32 : 1.

Fig. 20—22. Aus 3 Querschnitten, welche den postbranchialen Kiemendarm getroffen haben, Fig. 20 dessen vorderer Blindsack, der, wie Fig. 21, im Bereich der Kiemen gelegen ist, während in Fig. 22 links die zwei hellern Flecke die äussersten Ausschnitte von zwei Kiementaschen darstellen. 32 : 1.

Fig. 23. Querschnitt, der den Uebergang des postbranchialen Darms in den der Genitalregion zeigt.

Fig. 24. Stück eines Querschnitts gegen die Eichelbasis, mit Zellenballen in dem den Eicheldarm hier nicht berührenden ventralen Septum. 105 : 1.

Fig. 25. Stück eines etwas weiter gegen die Eichelspitze geführten Schnitts, bei stärkerer Vergrösserung. 200 : 1.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2696

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie von Poecilasma aurantium Darwin.

Von

Kurt Hoffendahl,

Assistent am zahnärztlichen Institut der königl. Universität Berlin.

(Aus dem Zoologischen Institut in Leipzig.)

Hierzu Tafel 23—26.

Inhalt.

Einleitung
Methode
Literatur
Eigene Ergebnisse
1. Aeussere Anatomie der vier Entwicklungsstadien
Jüngstes festsitzendes Cyprisstadium
Zweites festsitzendes Cyprisstadium
Drittes festsitzendes Cyprisstadium
Das ausgewachsene *Poecilasma aurantium*
2. Pedunculus und Haftantennen
3. Beine
4. Musculatur
5. Verdauungsapparat
6. Leibeshöhle und Niere
7. Drüsen
8. Geschlechtsorgane
9. Nervensystem
10. Sinnesorgane
Schlussbemerkungen
Literaturangabe
Erklärung der Abbildungen

Einleitung.

Am 17. October 1898 wurden von der deutschen Tiefsee-Expedition im südatlantischen Ocean, südwestlich von der Walfisch-Bai (Station 83 und 84) in einer Tiefe von 936 m zahlreiche Exemplare von *Geryon affinis* gedredscht. Diese Krabben waren zum

Theil reich mit Cirripedien besetzt. Eine derselben trug nicht weniger als 16 theils ausgewachsene, theils dem Cyprisstadium angehörende Lepadiden, andere dagegen waren völlig frei von ihnen. Die Rankenfüsser fanden sich hauptsächlich an geschützten Körperstellen der *Geryon* mittels ihrer Haftantennen angekittet, so besonders an den Seiten des Rückenpanzers, den durch die Beine verdeckten Theilen der Ventralfläche sowie an den obern, ventralen Abschnitten der Beine selbst. Einige Cyprislarven hatten den Pedunculus ausgewachsener Cirripedien zu ihrem Wohnsitz gewählt. Die Cirripedien erwiesen sich als *Poecilasma aurantium* DARWIN. Es sind dies, wie ich bei der Durcharbeitung der Literatur gefunden habe, wohl die ersten Jugendformen von *Poecilasma aurantium*, welche zur Untersuchung gelangen. Zu um so grösserm Danke bin ich daher Herrn Prof. CHUN verpflichtet, dass er mir die Anregung zu vorliegenden Untersuchungen über die Entwicklung und Anatomie von *Poecilasma aurantium* gab und mir zu diesem Zwecke das kostbare Material in uneingeschränktem Maasse zur Verfügung gestellt hat.

Methode.

Die Conservirung der *Geryon* sammt den auf ihnen sitzenden *Poecilasma* hatte theils mittels 80proc. Alkohols, theils mittels 80proc. Formol-Alkohols stattgefunden. Beide Methoden haben keine sehr befriedigenden Resultate geliefert. Besonders bei der Untersuchung der den jüngsten festsitzenden Cyprisstadien angehörenden Formen sowie bei histologischen Untersuchungen habe ich dies öfters unangenehm empfunden.

Von den 40—45 vorhandenen Exemplaren waren die meisten ausgewachsen. Nur 11 Exemplare gehörten dem festsitzenden Cyprisstadium an, und zwar handelte es sich um das von DARWIN als drittes Larvenstadium bezeichnete Alter, welches aber nach KROHN's Beobachtungen unmittelbar auf das erste Naupliusstadium folgt. Doch befanden sich die 11 Larven auf verschiedenen Stufen der Entwicklung.

Ich theile die Gesammtheit des mir zur Verfügung stehenden Materials in folgende 4 Stadien ein: Das j ü n g s t e Stadium hat sich soeben mittels seiner Haftantennen festgesetzt. Das z w e i t e hat bereits die Anlage zu einem Pedunculus vorgebildet; die Vförmigen Chitinsehnen und das paarige Auge haben sich an der einen Seite vom Körper losgelöst, um später im Verein mit der zweiklappigen Schale

abgeworfen zu werden, und die den Körper bewegende Musculatur ist zum Theil fettig degenerirt. In dem dritten Stadium hat sich der Pedunculus völlig ausgebildet, die Anlagen der 5 definitiven Schalenstücke sind kräftig entwickelt, die innere Anatomie gleicht fast völlig derjenigen des ausgewachsenen Thieres, abgesehen davon, dass die zweiklappige Schale und die Schwimmborsten an den Beinen noch erhalten sind. Hierauf folgt nach Abwurf der Jugendschale, als viertes Stadium, das ausgewachsene *Poecilasma aurantium*.

Die ausgewählten Exemplare wurden, eventuell nach Entkalkung der Schalen mittels Pikrinsäure, in Nelkenöl aufgehellt und gezeichnet, dann in Paraffin übergeführt und in Schnittserien zerlegt. Hauptsächlich wurden Querschnitte angefertigt, welche für vorliegende Zwecke am instructivsten waren, daneben natürlich auch Frontal- und Sagittalschnittserien. Die Dicke der Schnitte betrug 6—12$^1/_2$ μ. Die Schnitte wurden theils nach der Heidenhain-, theils nach der Van Gieson-Methode oder mittels Hämalauns gefärbt. Die Mundtheile, Beine und der Penis wurden von einigen Exemplaren abpräparirt, in Nelkenöl aufgehellt und ebenfalls in Balsam gebracht.

Literatur.

Die umfängliche Cirripedienliteratur hat Gerstäcker in seinem ausgezeichneten „Classen und Ordnungen der Arthropoden in Wort und Bild", V. 5, p. 411—418 gewissenhaft zusammengestellt. Ueber *Poecilasma* habe ich indessen nur wenige Angaben gefunden, die sich zudem ausschliesslich auf die äussere Anatomie und Systematik beziehen.

Darwin liefert in seinem: „Monograph on the subclass Cirripedia; The Lepadidae" einen systematischen Ueberblick über die einzelnen *Poecilasma*-Species.

Hoek beschreibt in: „The voyage of H. M. S. Challenger", p. 44 die äussere Anatomie von *Poecilasma carinatum*.

In seinem 1894 erschienenen: „Studien über Cirripedien" giebt Aurivillius, p. 9—14 eine Beschreibung der äussern Anatomie von *Poecilasma amygdalum*, *tridens* und *lenticulata*.

In ähnlicher Weise hat Gruvel *Poecilasma carinatum* untersucht und bringt in: „Etude d'une espèce nouvelle de Lépadides et de Poecilasma carinatum Hoek", p. 153—161 eine genaue Beschreibung der Schalen, des Pedunculus, der Beine und Mundtheile.

1902 veröffentlichte GRUVEL in: „Expéditions scientif. du Travailleur et du Talisman 1880—1883" eine Arbeit über Cirripedien. Er beschreibt (p. 44—49) verschiedene Species von *Poecilasma* und giebt u. a. in fig. 1, tab. 4 eine schöne Abbildung der Schalen und des Pedunculus von *Poecilasma aurantium*.

Im Allgemeinen hat der anatomische Bau von *Poecilasma* eine grosse Aehnlichkeit mit dem anderer Lepadiden. Ich habe daher fast alle schon von GERSTÄCKER genannten Arbeiten über Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lepadiden zu verwerthen gesucht. Von diesen sind namentlich hervorzuheben die Arbeiten von CLAUS, DARWIN, GRUVEL, HOEK, KÖHLER, KROHN, PAGENSTECHER und NUSSBAUM, auf die noch theils im Text, theils in der Literaturangabe näher eingegangen werden soll, so dass eine genauere Besprechung an dieser Stelle unnöthig erscheint.

Eigene Ergebnisse.

Für die Zwecke meiner Untersuchung theilte ich mir das ganze zu bearbeitende Gebiet in 4 Abschnitte ein, entsprechend den oben gekennzeichneten 4 Entwicklungsstadien.

Um die topographischen Bestimmungen der einzelnen Theile im Körper zu erleichtern, wollen wir alle Thiere in folgender Lage betrachten: Der Pedunculus resp. die Haftantennen sind nach oben, die Schalenöffnung zum Durchtritt der Beine nach unten gerichtet. Der Anus liegt dorsal- oder cranialwärts, das unpaare Auge ventral.

1. Aeussere Anatomie der vier Entwicklungsstadien.

Jüngstes festsitzendes Cyprisstadium.

Die zum jüngsten festsitzenden Cyprisstadium gehörenden Larven sind völlig von einer zweiklappigen Schale umschlossen und mittels ihrer Haftantennen, welche durch eine Oeffnung der Schale (Fig. 1 *a'—b'*) nach aussen hervorragen, an den *Geryon* festgeheftet. Die zweiklappige Schale ist mässig comprimirt, der Ventralrand flach und fast geradlinig, der Rückenrand gewölbt. Die abgerundete Vorderseite ist stark aufgetrieben, das Hinterende zugespitzt. Der hintere Theil des Rückenrandes bildet an der Stelle, an welcher er nach dem Hinterende zu steil abfällt, einen sehr stumpfen Winkel. Kurz unterhalb der obern Schalenöffnung erhebt sich jederseits an der Ventralseite ein rudimentäres Sinnesorgan (Fig. 1 *S*), welches

bereits von Pagenstecher (1863, p. 94) auf den hornartigen Auswuchs der frühern Naupliuslarve zurückgeführt wurde.

Die Oberfläche der Schale zeigt in fast gleichmässigen Zwischenräumen ziemlich parallel gerichtete Längsrippen, welche nicht immer geradlinig verlaufen. Diese Längsrippen scheinen durch schwache Erhebungen der Schalensubstanz gebildet zu sein.

Die Schalenklappen sind am ganzen Rücken sowie in der mittlern Partie der Bauchseite durch feste Substanz mit einander verbunden. Vor und hinter der ventralen Verbindung klaffen die Schalenhälften so weit, dass vorn die Haftantennen, hinten die langen Borsten der Ruderfüsse ziemlich weit hervorgestreckt werden können (Fig. 1 *a'—b'* u. *a—b*).

Die Schalenhälften können durch einen Adductor geschlossen werden. Dieser Musculus adductor (Fig. 1 *M. S* u. Fig. 4) liegt fast in der Mitte der Längsausdehnung des Körpers, aber auffallend weit der Bauchseite genähert. Er heftet sich rechts und links mit seinen strahlenförmig nach den Seiten aus einander weichenden Fasern ungefähr in die Höhe des Mundes an die Schale, ohne jedoch besondere Eindrücke an dieser hervorzurufen.

Innerhalb der Schale wird der ganze Körper von einem sackartigen Mantel umgeben. Dieser Mantel besteht aus einer innern und einer äussern Hautlage, zwischen welchen im jugendlichen Alter gewaltige Drüsenmassen und Fettzellen, in spätern Stadien die Ovarien liegen. Jederseits bildet die Schale eine besondere tiefe Einsenkung in den Mantel hinein, in deren Bereich beide Gebilde innig mit einander verbunden sind. Diese Einsenkung (Fig. 2 *V*) erstreckt sich ungefähr vom distalen Ende des 5. Beinpaars, fast der schlauchartigen Manteldrüse parallel, bis zur Höhe der grossen, paarigen Augen. Sie wird gebildet von netzförmig angeordneten, verdickten Zügen einer im Uebrigen schwach entwickelten Chitinhaut, so dass die Einsenkung ein punktirtes Aussehen erhält. Das Mantelektoderm wird von kleinen, ovalen Zellen mit relativ grossen, centralen, rundlichen Kernen und sehr feinkörnigem Protoplasma gebildet.

Zweites festsitzendes Cyprisstadium.

Bei dem 2. festsitzenden Cyprisstadium hat sich der Körper dorsal tief eingesenkt und so zur Entstehung einer Furche Anlass gegeben. Diese verläuft parallel dem Darm fast bis zur Höhe des unpaaren Auges und bringt die Scheidung des eigentlichen Körpers

vom Pedunculus zum Ausdruck. Der Mantel und die Schale, welche noch die gleiche innige Verbindung längs der früher erwähnten Einsenkung (*V*) aufweisen, überdachen den ganzen Körper. Doch ragt aus dem obern Spalt der Schale schon die Anlage des spätern Lepadenstiels hervor.

Die Vförmigen Chitinsehnen und mit ihnen die paarigen Augen haben sich vom Körper losgelöst, stehen aber noch durch das Grundsegment der Antennen mit letztern in directer Verbindung. Zahlreiche Bindegewebsfasern stellen auch eine Verbindung mit dem rudimentären Sinnesorgan dar. Durch die Trennung der Sehnen und Augen vom Körper wird an dieser Stelle eine Einbuchtung der ventralen Seite des Stiels verursacht.

Drittes festsitzendes Cyprisstadium.

Auch die Exemplare, welche zum 3. festsitzenden Cyprisstadium gehören, tragen noch die zweiklappige Jugendschale, und zwar so lange, bis die 5 definitiven Schalenstücke, welche sich unter derselben im Mantel anlegen, völlig ausgebildet sind. Dann wird sie mit dem paarigen Auge, den Vförmigen Chitinsehnen und dem Basalglied der Haftantennen zusammen abgeworfen, wie dies DARWIN zuerst gezeigt hat.

Der Mantel hebt sich nun am Rücken freier vom Körper ab. Letzterer hat sich oberhalb des Darmes noch tiefer gegen die Ventralseite hin eingestülpt (Fig. 16 *C. D*), so dass nur oberhalb des Auges eine schmale Verbindungsbrücke zwischen dem sich immer ansehnlicher ausbildenden Stiel und dem Körper erhalten bleibt.

Die Cementgänge verlaufen nun nicht mehr durch die Grundglieder der Haftantennen, sondern durch den nach aussen hervorgetretenen Theil des Körpers, welcher den Pedunculus darstellt, ferner durch das 2. und 3. Glied der Antennen, um dann im Grunde der Saugscheibe auszumünden.

Das ausgewachsene *Poecilasma aurantium*.

Der Körper des ausgewachsenen *Poecilasma aurantium* ist, wie es schon NUSSBAUM für *Lepas* im Allgemeinen angiebt, in zwei Abtheilungen gesondert. Von diesen gliedert sich die analwärts gelegene in 4 Leibesringel, deren jeder ein Paar Rankenfüsse trägt.

Der Pedunculus und die 5 Schalenstücke sind völlig ausgebildet.

2. Pedunculus und Haftantennen.

Die Haftantennen (Fig. 1 *A*) bestehen aus 2 Grundgliedern, denen sich ein kleines, stielförmiges Glied anschliesst. Dieses 3. Glied ist deutlich von dem 2. abgesetzt, ein Verhalten, das sich übrigens noch beim völlig ausgebildeten *Poecilasma aurantium* erkennen lässt. Das distale Ende dieses stielförmigen Gliedes trägt unbeweglich eine hufförmige Saugscheibe, welche bereits von Darwin (The Balanidae) sehr genau beschrieben wurde. Sie hat eine vertiefte, dunkel gefärbte Grube (Fig. 1 *H*) mit einem breiten, doppelt contourirten Saum, der einige Borsten trägt. Im Grunde der Grube mündet der Cementdrüsencanal (Fig. 1 *C*). Dem seitlichen Rande der Haftscheibe, also dem 3. Gliede, sitzt ein 4. Glied auf, dessen Ränder mehrfach gebuchtet und eingekerbt erscheinen. Es scheint aus mehreren Segmenten verschmolzen zu sein und trägt meist 5 starke, lange und einige schwächere Borsten nebst einem langen, lanzettförmigen Cuticularanhang (Fig. 1 *L. R*). Claus (1869, p. 5) rechnet diesen Cuticularanhang in die Kategorie der Leydig'schen Riechfäden.

In der weitern Entwicklung drängt sich durch den obern Spalt der Schale (*a'—b'*) eine Masse von Muskel- und Bindegewebe, selbstverständlich vom Mantel umgeben, hervor und verbindet sich mit den 3 obern Gliedern der Haftantennen zum Lepadenstiel. Hieraus ergiebt sich, dass der Pedunculus nichts weiter darstellt als den sich verlängernden Kopftheil des Körpers. Weder die Auswüchse eines am Scheitel zwischen den Antennen gelegenen Höckers, welche nach Pagenstecher (1863, p. 91) den Pedunculus bilden sollen, noch die Höcker selbst sind bei *Poecilasma aurantium* vorhanden. Allmählich wird das Innere des Stieles von einer bindegewebigen Masse mit sehr grossen Kernen eingenommen. Man kann nun auch eine doppelte Schicht von Muskelfasern zwischen dem Bindegewebe und der den Mantel bildenden Zellenschicht, welche nach Hoek die Matrix der gewaltigen Chitinwand des Pedunculus darstellt, unterscheiden. Die Fasern der 2 Schichten stehen rechtwinklig auf einander; die innere Schicht bildet die longitudinalen Muskeln, die äussere die Circulärmuskeln des ausgebildeten Lepadenstiels. Hierzu gesellt sich dann noch eine dritte Muskellage, die später beschrieben wird.

Das Basalglied der Haftantennen betheiligt sich nicht an der Bildung des Pedunculus, wie man bisher annahm,

sondern bleibt in ständiger Verbindung mit den Chitinsehnen und geht gleichzeitig mit ihnen durch Häutung verloren. Auf Fig. 16 ist die von aussen her erfolgende Trennung des Basalglieds von den übrigen Gliedern der Antennen dargestellt.

Der Pedunculus des ausgewachsenen Thieres hat sich mit 3 Muskellagen umgeben und ist stark in die Länge gewachsen. Seine derbe chitinige Cuticula ist in regelmässigen Zwischenräumen geringelt und reich mit kleinen Kalkstückchen gepflastert. An seiner Spitze trägt er immer noch die obern Glieder der jugendlichen Haftantennen, indem er dieselben bei dem Wachsthum gleichsam vor sich her schiebt. Die innere Organisation des Pedunculus stimmt so genau mit den ausführlichen Beschreibungen, die uns KÖHLER (1889, p. 325–370) über den Stiel von *Lepas anatifera* giebt, überein, dass ich hier nur auf dieselben und die trefflichen Abbildungen dieses Autors verweisen möchte.

3. Die Beine.

Die 6 Beinpaare, die bei der frei schwimmenden Larve als Ruder zur Fortbewegung des Körpers dienten, sind ziemlich gleich lange Ruderfüsse. Sie bestehen aus je einem 2gliedrigen Stiel, von welchem zwei 2gliedrige Aeste abgehen, deren Endglieder an dem Innenrand und an den Seiten mehrere sehr lange, zweizeilig gefiederte Borsten tragen. Die Caudalanhänge sind ebenso gebaut wie die Beine, nur sind sie bedeutend kürzer. Die Abstände zwischen den Beinpaaren sind gleich (auch speciell zwischen dem 1. und 2. Paar). Der Körper ist an der Stelle, wo er die Beine trägt, seitlich comprimirt, so dass zwischen den Beinen der rechten und linken Seite nur eine enge Rinne gebildet wird. An den Seiten des Rumpfes lassen sich zwischen der Insertion der Beine die schräg nach oben, fast dem Dorsalrand parallel ziehenden Segmentgrenzen gut verfolgen.

Fig. 1 zeigt die Beine in dem Zustande der grössten Verkürzung, d. h. die Beine sind so weit wie möglich durch Contraction der sie bewegenden Muskeln in das Innere der Schale hinein gezogen.

Durch stetiges Wachsthum der beiden Aeste und des ungetheilten Stieles findet eine Vermehrung der Fussglieder statt, und zwar rückt bei diesem Wachsthum der Beine, im besondern der unpaaren Grundglieder, ihre Ansatzstelle an dem Körper immer weiter hinauf;

die Beine wachsen also auf Kosten des hintern Körperabschnitts. Auf diese Weise rücken auch der After und die ihm benachbarten Organe nach aufwärts. Gleichzeitig trennt sich das 1. Beinpaar von den übrigen, indem es allmählich dem Munde näher rückt, so dass bei dem geschlechtsreifen *Poecilasma aurantium* ein gewaltiger Zwischenraum zwischen dem 1. und 2. Beinpaar vorhanden ist. Die Beine geben dann ihren geraden Verlauf bald auf und krümmen sich in elegantem Bogen dem Munde entgegen, da sie ja nicht mehr als Schwimmfüsse Verwendung finden, sondern als Strudelorgane oder Cirren die Nahrung zuführen sollen.

Das ausgewachsene Thier trägt an der vordern Abtheilung des Leibes, dem Prosoma, die beiden ersten Beinpaare. Das 1. Beinpaar ist direct hinter dem Munde gelegen; es schmiegt sich mit seiner Basis platt an den Körper an und reicht nicht so weit dorsalwärts wie die übrigen Beine; das 2. liegt direct vor dem 1. Leibesring. Beide Beinpaare sind mithin durch einen grossen Zwischenraum von einander getrennt, während die übrigen Beinpaare dicht auf einander folgen. Der 4. und letzte Leibesring trägt jederseits die an den Seiten des Afters entspringenden Caudalanhänge. Dieselben sind cylindrische, ungegliederte Stummel, deren Spitzen von einem Kranz kurzer Borsten umstellt sind.

Wie wir schon früher sahen, werden die Beine nun immer mehr zu Hülfsorganen für die Nahrungsaufnahme umgemodelt. Die 2-gliedrigen Ruderäste haben sich, wie es Claus (1876, p. 84) beschreibt, cirrenähnlich unter fortgesetzter Gliederzunahme verlängert und weisen nach Abwurf der Ruderborsten einen reichen, fast wirtelständig gruppirten Besatz langer Borsten auf. Jedes Beinpaar lässt 2 Cirren unterscheiden, einen oralen und einen analen. Diese Cirren sind lang und dünn. Die einzelnen Cirrenglieder tragen vornehmlich am distalen Ende starke Haarbüschel, welche an der convexen Seite nicht so mächtig ausgebildet sind. Der orale Cirrus des 1. Beinpaares zerfällt in 9, der anale in 10 Glieder, welche von der Basis nach der Spitze des Cirrus continuirlich an Länge und Breite abnehmen. Bei dem 2. Beinpaar hat der orale Cirrus 18, der anale 15 Segmente. Mehrmals war jedoch der anale Cirrus der linken Seite stark verkümmert, so dass er viel dünner und fast kürzer als der des 1. Beinpaares erschien. Die gleiche Anomalie hat Gruvel (1901) bei *Poecilasma carinatum* gefunden. Die Cirren der übrigen Beinpaare sind fast genau gleich denen des 2. normalen Beines, sie lassen je 14—18 Segmente erkennen.

Die Beine sind auch als Hülfsorgane der Respiration anzusehen, indem sie für eine ununterbrochene Zufuhr neuen Wassers Sorge tragen. Die Athmung geschieht lediglich durch die Haut.

4. Die Musculatur.

Von der innern Anatomie der Cyprisstadien fällt besonders die enorm ausgebildete Musculatur auf. Am gewaltigsten ist der strahlenförmige, schon oben beschriebene Schalenschliessmuskel. Dieser Musculus adductor ist der einzige glatte Muskel des Körpers, während alle übrigen eine mehr oder minder deutliche Querstreifung aufweisen.

Der obere Theil des Leibesabschnitts bildet dorsal, ungefähr in der Höhe der Augen, eine starke, buckelförmige Krümmung. An dieser Stelle erscheint die Haut verdickt und dient starken Muskelbündeln zur Insertion (Fig. 1 *T*). Diese Muskelbündel verlaufen jederseits nach dem obern Schalenrand, fast parallel der Längsaxe des Körpers und vermögen den Körper nach oben, d. h. in die Schale zurück zu ziehen.

Eine kräftige Muskelgruppe setzt sich weiterhin in der Nähe der Durchtrittsstelle der Antennen an die Schale an. Sie besteht aus 6 gewaltigen, deutlich quer gestreiften Bündeln (Fig. 1 *F*), welche von der erwähnten Ansatzstelle jederseits über den Körper verstreichen und sich, fächerförmig ausstrahlend, an dem dorsalen Rande des Körpers, oberhalb des Afters anheften. Diese Muskeln vermögen ebenfalls den Körper nach aufwärts zu ziehen.

An jedes Bein tritt ein eigener starker Muskel heran. Alle diese inseriren an der oben erwähnten buckelförmigen Krümmung des Körpers.

Die die Haftantennen bewegenden Muskeln zeigen dieselbe Anordnung wie jene, welche Claus (1869, p. 5 u. 6) für *Conchoderma* folgendermaassen beschreibt: „An der Ursprungsstelle des Grundgliedes der Antennen hebt sich ein kurzes Chitinstück ab, an welches sich die Hauptmuskelmassen des grossen, an der Rückenfläche entspringenden Adductors (fig. 1 *E*) befestigen. An demselben Stück entspringen 2 eigenthümliche, fast Vförmig aus einander laufende Chitinsehnen (*c. c*). Dieselben verlaufen ziemlich horizontal und sind als Hebelarme aufzufassen, deren Endpunkte durch besondere Muskeln in bedeutendem Ausschlag verschoben werden können. Der eine Muskel entspringt ziemlich dorsal und verläuft fast vertical bis zur Spitze des äussern Hebelarmes (fig. 1 *D*). Der andere hat seinen Ursprung am Vorderrande der Schale, schräg unterhalb des Muskels,

welcher das Grundglied nach vorn zieht, und verläuft schräg nach hinten an die Spitze des innern Armes, welcher mit dem der andern Seite zusammenstösst (fig. 1 u. 8). Noch ein 2. kurzer Abschnitt hebt sich am Grundgliede ab, wie es scheint, sogar in geringem Grade selbständig beweglich. Der Hauptabschnitt des Grundgliedes enthält Längsmuskelbündel (fig. 8 *M*)." Die Muskeln der einzelnen, unter einander beweglich erscheinenden Glieder, welche DARWIN (The Balanidae) beschreibt, konnte ich, ebenso wie die gelenkigen Verbindungen, nicht untersuchen, da die obern Glieder der Antennen beim Ankitten, besonders aber durch das gewaltsame Ablösen von ihrem Wohnthier sehr gelitten hatten.

Auf die Musculatur des ausgewachsenen *Poecilasma aurantium* gehe ich nicht weiter ein, weil sie den von NUSSBAUM (p. 19—28) gegebenen genauen Beschreibungen und Abbildungen in sämmtlichen Punkten gleicht.

5. Der Verdauungsapparat.

Der Verdauungsapparat des jüngsten festsitzenden Cyprisstadiums ist noch sehr einfach. Der Mundabschnitt (Fig. 1 *M*) stellt einen stark hervorragenden Kegel dar, der gegen das 1. Fusspaar hin scharf abgegrenzt ist. Er besteht aus ganz rudimentären Stummeln, ohne Andeutung der spätern charakteristischen Form, auch noch ohne Zähne. Doch sind die rudimentären Mundtheile bereits in der Neunzahl vorhanden und zeigen die für den definitiven Zustand charakteristische Anordnung, in so fern die gewölbte Oberlippe ventral, die übrigen Mundtheile dorsal gelegen sind. Auf den Mund folgt der gewaltige Oesophagus (Fig. 1 *Oe*). Letzterer hat ein im Querschnitt fast kreisrundes Lumen und wird von Cylinderepithel ausgekleidet, dessen Zellen, dem Lumen zugekehrt, einen runden Kern enthalten (Fig. 3). Im Innern dieser Stellen bemerkt man oft ein sehr feinkörniges Secret. Nach aussen von dieser Zellenschicht findet sich eine Ringmuskelschicht, weche häufig unterbrochen ist. An den unterbrochenen Stellen sind die einzelnen Ringmuskelfasern durch schräg verlaufende Muskelfasern verbunden. Durch diese Anordnung (Fig. 9) wird eine Verengerung des Oesophageallumens und trotz des Mangels von Längsmuskeln eine Verkürzung bewirkt. Das den Oesophagus umgebende Bindegewebe ist durch grosse Kerne ausgezeichnet. Während seines ganzen Verlaufs behält das Schlundrohr ziemlich den gleichen Durchmesser. Es ist so lang wie der übrige Verdauungsapparat, d. h. wie Magen und Darm.

An der Vereinigungsstelle des Oesophagus mit dem Magen zeigt letzterer 2 kleine, im Querschnitt rundliche Aussackungen, als Anlagen der spätern Pankreasdrüsen. Diese weisen denselben histologischen Bau auf wie der Magen. Letzterer wird gebildet von einer Membrana propria und stark verlängerten Cylinderzellen mit einem grossen, runden Kern, der mit einem deutlichen Kernkörperchen versehen ist. Das Protoplasma dieser Cylinderzellen ist grob granulirt. Das Lumen des Magens wird allmählich nach dem After zu enger, der histologische Bau bleibt aber der gleiche, so dass Magen und Darm in dieser Hinsicht noch nicht differenzirt sind.

In diesem jüngsten festsitzenden Cyprisstadium ist *Poecilasma aurantium* übrigens noch gar nicht zur selbständigen Ernährung befähigt. Die Füsse sind noch nicht eingerichtet, dem Munde Nahrung zuzuwirbeln und einen Fangtrichter zu bilden, auch die Mundwerkzeuge selbst sind noch zu unvollkommen. Aber das Thier hat während des flottirenden Stadiums Nahrungsvorräthe angesammelt in Form grosser Fettropfen im Rumpf und Mantel (Fig. 6), welche jetzt zum Aufbau der neuen Organe verbraucht werden.

Der Verdauungsapparat erhält aber bald ein anderes Aussehen. Die Mundtheile vervollkommnen sich, in so fern die Oberlippe sich kuppenförmig auszubuchten beginnt und reichen Zähnchenbesatz annimmt. Die Unterlippe, die äussern Maxillen, die Mandibeln und Taster nehmen die für das geschlechtsreife Thier charakteristischen Formen an, tragen jedoch noch keine ausgebildeten Zähne. In der Unterlippe erkennt man bereits ein drüsiges Gebilde, die erste Anlage der noch später zu beschreibenden Speicheldrüse.

Die hohen Cylinderzellen des geräumigen Oesophagus scheiden nach seinem Lumen zu eine derbe Cuticula ab. Durch Contraction der ihn umgebenden Ringmusculatur werden zumeist 4 der Länge nach verlaufende Faltungen bedingt.

Ungefähr in der Höhe des Gehirns beginnt der wenig umfangreiche Magen. Während die innere Cuticula an der vom Gehirn abgewandten Seite dort, wo der langgestreckte Oesophagus in fast rechtem Winkel in den Magen übergeht, verschwindet, bleibt sie an der andern Seite noch eine Strecke weit erhalten. An dieser Stelle münden die ansehnlich verlängerten Magenblindsäcke — die Anlagen der sogenannten Pankreasdrüse — ein.

Der Enddarm besteht aus grossen Zellen, die nur undeutlich abgegrenzt, aber mit grossen, runden Kernen versehen sind und eine zarte Intima ausscheiden. Das Lumen des Enddarms hat im

Querschnitt meist die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Spitze dorsal, dessen Basis medialwärts gerichtet ist. Muskeln, die eine Verengerung und Erweiterung des Enddarms herbeiführen könnten, waren nicht nachweisbar. Der schlitzförmig gestaltete After mündet in den Mantelraum.

Bei der weitern Entwicklung behält der Mund (Fig. 16 *M*) seine frühere Lage bei. Die Mundtheile werden stärker und gebrauchsfähiger, indem sie nun kräftige Zähne in schwankender Zahl erkennen lassen. Besonders kräftig sind die Maxillen mit ihrer später zu besprechenden Maxillarsehne ausgebildet.

Der Darmcanal beginnt jetzt in der Tiefe des von der grossen Oberlippe überwölbten Mundkegels, welcher an der Bauchseite stark hervorragt und sich den Beinen zuneigt. Von hier aus verläuft er ohne Windungen in einem, den Krümmungen des Körpers folgenden Bogen parallel der dorsalen Körpereinstülpung zu der Afteröffnung. Der After liegt wenig oberhalb des Ursprungs des 6. Beinpaares.

Der Oesophagus (Fig. 8 u. 16 *Oe*) ähnelt nun in seinem histologischen Bau jenem des ausgewachsenen *Poecilasma aurantium*, in so fern sich die hohen Cylinderzellen wesentlich abgeflacht haben und bis zum Magen hin eine derbe Cuticula tragen. Auch hier finden wir meist die Cuticula und das auswärts folgende Bindegewebe in 4 Hauptfalten gelegt. Dieselben durchsetzen der Länge nach den Oesophagus und geben häufig kleinere Nebenfalten ab, welche das Lumen des Schlundrohrs stark verengern. Dem Fusse der Falten sitzt der oben beschriebene, in gewissen Abständen unterbrochene Ringmuskel auf, ohne in sie hineinzudringen. In den Falten verlaufen ausser Bindegewebe spärlich ausgebildete Längsmuskelbündel. Zwischen den Längsmuskelfasern und den einzelnen Ringmuskelbündeln hindurch verstreichen allseitig an der Cuticula entspringende Schrägmuskeln. Die Musculatur, hauptsächlich die Ringmusculatur, ist am Ursprung des Oesophagus, d. h. an der Stelle, wo er mit dem Munde in Zusammenhang steht, am stärksten entwickelt.

An ihrem Ende, ungefähr in der Höhe des unpaaren Auges (*o*), erweitert sich die Speiseröhre und geht in den Magen über. An dieser Stelle geht die Musculatur verloren. Der Magen besteht aus zwei histologisch ganz verschieden gebauten Theilen (Fig. 8 *OeA* u. *Ma*), welche annähernd die gleiche Grösse haben. Der dem Oesophagus anliegende Theil des Magens (*OeA*), den man Oesophageal-

aussackung nennen könnte, wird von einer dem Oesophagealepithel ähnelnden Zellenlage gebildet. Sie besteht aus einer Membrana propria und einem einschichtigen Epithel cubischer Zellen. Der andere Theil des Magens (*Ma*) zeigt hohe Cylinderzellen mit fast in der Mitte gelegenem Kern. Diese Zellen sitzen gleichfalls einer Membrana propria auf. Einzelne Zellengruppen springen oft zottenförmig in das mit Secretkügelchen erfüllte Innere des Magens vor, wie es Fig. 8 darstellt. An den Seitenwandungen des Magen springen 2 aus beiden Epithellagen gebildete Falten vor. An dieser Stelle mündet jederseits die Pankreasdrüse (Fig. 8 *Pa*) in den Magen ein. Dieses sind jetzt lange, schlauchförmige Drüsen, welche jederseits dem obern Theile des Oesophagus aufliegen und sich fast bis über das unpaare Auge hinaus ventralwärts erstrecken (Fig. 16 *Pa*). Ihre Wand besteht aus einer Membrana propria, welcher cylindrische resp. cubische Zellen mit grossen grobkörnigen Kernen und glänzenden Nucleolen aufliegen. Das Innere des Drüsenschlauches ist theilweise mit Secret erfüllt.

Der ziemlich lange Darm (*D*) gleicht in seiner Structur der Oesophagealaussackung, wird aber nach dem Darmlumen zu von einer dünnen, chitinigen Cuticula bekleidet. In seinem letzten Drittel ist er mit einer, bisweilen unterbrochenen Ringmusculatur versehen und in mehrere Längsfalten gelegt. Die Muskeln verhalten sich zu den Längsfalten in der uns vom Oesophagus her bekannten Weise, indem sie dieselben überbrücken.

Das ausgewachsene *Poecilasma aurantium* besitzt einen gut entwickelten Verdauungsapparat, den wir zwar schon der Hauptsache nach kennen gelernt haben, der aber noch manche Modification erfahren hat. Die Ober- und Unterlippe, ebenso die Palpen haben die für Lepaden charakteristische Form, wie sie z. B. Nussbaum (p. 15) sehr genau beschreibt. Die Mandibeln sind an ihrer Schneidefläche mit 4 resp. 5 Zähnen ausgestattet, im Uebrigen sind sie mit zahlreichen starken Borsten, kleinen Zähnchen und Haaren reich besetzt. Alle von mir beobachteten Exemplare hatten an der rechten Mandibel 4, an der linken 5 Zähne. Gruvel beschreibt (1901) für *Poecilasma carinatum* das umgekehrte Verhalten. Die äussern Maxillen sind mit 4—5 starken Zähnen versehen, jedoch sind dieselben nicht so kräftig entwickelt wie die der Mandibeln. Die Maxillen sind besonders durch je eine gewaltige Chitinsehne (Fig. 23 *CS*) ausgezeichnet, welche ein starkwandiges, im Querschnitt fast kreisrundes Chitinrohr mit einem sehr feinen Hohlraum darstellt.

An dem obern Drittel der Maxillen mündet dieses Rohr an der medialen Seite aus, nachdem es zuvor einen Bogen nach der Basis der Maxillen beschrieben hat (Fig. 19 *C.S*). Seine Chitinwand geht direct in das Körperintegument über. An der Basis der Maxillen tritt die Sehne in den Körper über und verläuft fast parallel dem Oesophagus bis an das distale Ende der Niere. Hier biegt sie im scharfen Bogen, einen Winkel von ca. 70° bildend, gegen die Leibeshöhle hin um und endet blind in allernächster Nähe der Leibeshöhlenwand. Letztere steht aber in keinem Zusammenhang mit der Maxillarsehne. An der ganzen Peripherie dieses Chitinrohrs, besonders an der medialen Seite, entspringen dreieckige, quer gestreifte Muskeln.

Magen und Darm haben ihre Structur und Form wesentlich modificirt, während der Oesophagus sich nicht verändert hat. Die erstern dehnen sich derart aus, dass sie fast die Hälfte der gesammten Körpermasse ausmachen. Die Oesophagusaussackung (Fig. 23 *Oe.A*) erstreckt sich an der Ventralseite bis zu den unter das Integument ragenden Magenaussackungen (Fig. 23 *M.A*). Dorsal zieht sie sich bis zu der Falte der Magenwand, welche mit den Aussackungen fast in gleicher Höhe liegt. Auf die Oesophagusaussackung setzt sich die chitinige Cuticula des Oesophagus fort. Im Uebrigen zeigt sie den schon früher erwähnten Bau.

Der Magen (*Ma*) hat eine ovale, fast birnförmige Gestalt. Die breite Seite ist der Oesophagusaussackung zugekehrt, welche ihn kragenförmig bedeckt. An den Seitenwänden des Magens, vor allem an seinem ventralen Vorderabschnitt, haben sich gewaltige Aussackungen (Fig. 23 *M.A*) ausgebildet, welche bis dicht unter die Körperhaut ragen. Auf Längsschnitten erscheinen sie als kiemenartige Gebilde. In dieselben hinein mündet jederseits die Pankreasdrüse. Die Magenwand zeigt denselben histologischen Bau wie ihre Aussackungen und gleicht dem auf S. 374 Geschilderten vollkommen. Ueberlagert wird die Zellenschicht noch von einer starken Cuticula. Diese Cuticularschicht unterscheidet sich von der Cuticula des übrigen Verdauungsapparats dadurch, dass sie in ganz geringen, regelmässigen Zwischenräumen von feinen Canälchen durchsetzt wird (Fig. 22). Durch diese Poren gelangen Secretmassen in Form kleiner Kügelchen in das Innere des Magens und Nährstoffe aus dem Magen in die Gewebe des Körpers. Diese von Canälchen durchsetzte, starke Magenauskleidung bildet das häufig bei Lepaden im Magen gefundene, bisher räthselhaft erscheinende isolirte Chitinrohr.

Der Darm ist in seinem histologischen Bau nicht von dem Magen verschieden, wohl aber in seinen Grössenverhältnissen und dadurch, dass die ihn auskleidende Chitinschicht nicht von Canälchen durchzogen wird, sondern eine glatte Oberfläche aufweist (Fig. 23 *D*). Da sich in der Höhe des 3. Rankenfusspaares zu der Ringmusculatur des Darmes eine, in weit von einander abstehende Bündel geordnete Längsmusculatur hinzugesellt, bietet der untere Darmabschitt je nach dem Contractionszustand der Muskeln ein in Bezug auf Gestaltung und Faltung ganz verschiedenes Aussehen dar. In der Höhe des 5. Cirrus ist der letzte Abschnitt des Verdauungsapparats meist in stark vorspringende Falten gelegt, und seine Cuticula ist hier bedeutend schwächer geworden. Oberhalb der Basis des 6. Beinpaares mündet er durch den After in die Mantelhöhle. Alle mit dem Verdauungstractus zusammenhängenden Muskeln sind mehr oder minder deutlich quer gestreift.

Bei einem Exemplar war der Darm und Magen dicht erfüllt von Gregarinen, und zwar von Monocystiden.

6. Die Leibeshöhle und Niere.

Bei dem jüngsten Cyprisstadium ist zwischen dem Bauchganglion und der Uebergangsstelle des Oesophagus in den Magen ein kleiner, von undeutlichem Plattenepithel ausgekleideter Hohlraum jederseits erkennbar. Das Vorhandensein eines Verbindungscanals mit der Aussenwelt war nicht festzustellen. Diese auf so jungem Stadium bisher noch nicht beobachtete Höhle glaube ich als Anlage der Leibeshöhle ansprechen zu dürfen.

Die „Leibeshöhle" gewinnt bald an Ausdehnung (Fig. 2 *L*), mündet aber noch nicht nach aussen. Durch ihre Auskleidung mit einem einschichtigen Epithel unterscheidet sie sich von den gleich zu erwähnenden Bindegewebslacunen. Die epitheliale Wandung lässt jetzt zwei Arten von Zellen unterscheiden, welche einer Membrana propria aufsitzen. Die einen bilden platte Zellen mit einem kleinen Kern und grobkörnigem Protoplasma; die andern stellen cylindrische Zellen mit ansehnlichen Kernen und deutlichem Kernkörperchen dar, welche mit ihrer freien Oberfläche wie kleine Zöttchen in die Leibeshöhle vorragen (Fig. 15). Man sieht deutlich, dass von diesen Zellen Secrete ausgeschieden werden, die in Form kleiner Kügelchen in ihrer Nähe angetroffen werden. Die beiden Zellarten wechseln regellos mit einander ab; immerhin bevorzugen die cylin-

drischen Secretionszellen die Region oberhalb des Bauchmarks.

Die übrigen Höhlen des Körpers stellen einfache, mit einander communicirende Bindegewebslacunen dar und liegen besonders bei dem ausgewachsenen *Poecilasma aurantium* überall unregelmässig unter der Wandung des Körpers zerstreut. Die Bindegewebslacunen sieht Nussbaum (1890) als Gefässe, resp. Herzen an, in welchen die Nährflüssigkeit, das Blut, durch Klappeneinrichtungen in bestimmte Richtungen getrieben wird. Bei *Poecilasma aurantium* weisen die Höhlen weder Muskeln noch Klappeneinrichtungen auf, entbehren also aller Einrichtungen, die uns berechtigten, von Herzen und Gefässen zu reden.

Beim geschlechtsreifen Thier hat die „Leibeshöhle" eine gewaltige Ausdehnung angenommen und steht jetzt mit der Aussenwelt in Communication. An 2 fast gleichaltrigen Exemplaren, die beide im Begriff waren die zweiklappige Schale abzuwerfen, konnte ich zwei verschiedene Ausführgänge der Leibeshöhle nachweisen. Bei dem einen Exemplar mündet sie mittels eines sehr feinen Canals an der Stelle, wo die innern Maxillen zusammenhängen und die Unterlippe bilden. Hoek (1879—1885) giebt p. 98—104 eine sehr genaue Beschreibung und anschauliche Abbildungen dieses Canals. Bei dem andern Exemplar mündet der Ausführcanal der Leibeshöhle hinter der Unterlippe, in der Nähe der Basis des 1. Beinpaares (Fig. 23 *L. A*). Auf nur wenig ältern Stadien sind beide genannten Ausführgänge der Leibeshöhle vorhanden und bleiben nun auch erhalten. Diese Ausführgänge werden von einem einschichtigen Plattenepithel ausgekleidet. In ihre äussere Mündung erstreckt sich, besonders bei dem zweiten Canal, ziemlich weit die chitinige Cuticula der Körperhaut. An den Wänden der Leibeshöhle, vorwiegend an den medialen, entspringen zahlreiche, dicht gedrängte, dreieckige Muskeln, welche mit breiter Basis strahlenförmig sich an die Wand ansetzen.

Inzwischen hat sich distal von der Leibeshöhle noch eine zweite Höhle ausgebildet, die mit ersterer communicirt. Gruvel (1894) beschreibt p. 1228 die Entstehung dieser zweiten Höhle, welche die Niere darstellt, aus einer kleinen Anhäufung nur wenig differenzirter Zellen am Grunde der Leibeshöhle und weist dann nach, dass die Leibeshöhle und die Niere sich völlig trennen und auch späterhin keine Communication aufweisen. Durch osmotische Vorgänge soll das Secret der Niere in die Leibeshöhle gelangen und durch die-

selbe nach aussen befördert werden. An meinem Material vermochte ich zwar nicht die erste Anlage der Niere klar zu legen, doch scheint mir der Umstand, dass eine dauernde Communication zwischen Niere und Leibeshöhle nachweisbar ist, darauf hinzudeuten, dass sie einen abgegliederten Theil der Leibeshöhle repräsentirt.

Die Niere liegt jederseits zwischen Körperwand und Leibeshöhle (Fig. 17), und zwar hauptsächlich an dem obern Drittel der Leibeshöhle. Sie ist stark gefaltet und zerfällt in zahlreiche, mit einander communicirende Hohlräume. Das Nierenepithel gleicht völlig den cylindrischen Secretionszellen der Leibeshöhle jüngerer Stadien. Die meist mit Secretkörnern besetzten Zellen springen, wie früher dargestellt wurde, zöttchenförmig gegen das Lumen vor. Zwischen ihnen tritt bisweilen einfaches Plattenepithel, wie es die Leibeshöhle zum grössten Theil auskleidet, in der Niere auf. Da nun bei dem geschlechtsreifen *Poecilasma aurantium* die gleichen Verhältnisse an dem Leibeshöhlenepithel wiederkehren, in so fern auch dieses einen Wechsel von Plattenepithel und Secretionszellen aufweist, so glaube ich auch hierdurch zu der Ansicht berechtigt zu sein, dass die Niere nur ein modificirter Abschnitt der Leibeshöhle ist, zumal ja beide in ständiger Verbindung mit einander bleiben. Eine Communication der rechten und linken Leibeshöhle, die GRUVEL erwähnt, war ebenso wenig nachzuweisen wie das von NUSSBAUM beobachtete Drüsenorgan am Grunde der Leibeshöhle.

7. Drüsen.

Dicht oberhalb des Auges liegt bei den jüngsten von mir untersuchten Exemplaren jederseits im Körper eine Drüse (Fig. 1 *C. D*) der Innenfläche des Mantels eng an. Sie wird von kleinen Zellen mit einem runden Kern und sehr feinkörnigem Protoplasma gebildet. Feine Canäle, die sich zu grössern vereinigen, führen das Secret der einzelnen Zellen in die mächtig entwickelten Cementgänge (Fig. 1 *C*). Die letztern lassen sich indessen rückwärts noch bis zu jenem gewaltigen, sich um den Musculus adductor schlängelnden, beiderseitig im Mantel gelegenen Drüsenschlauch (Fig. 1 *S. D*) verfolgen. Er besteht aus einer mehrschichtigen Lage grosser Zellen mit einem undeutlichen Kern, aber sehr grobkörnigem, meist vacuolisirtem Protoplasma. Da diese Drüsenzellen unterhalb einer, bereits von CLAUS erwähnten, ventralwärts gerichteten Schlinge in den Cementausführcanal münden, wie es Fig. 7 darstellt, so glaube ich schliessen zu dürfen, dass die mächtigen Drüsenschläuche des Mantels auf

frühern Stadien vorwiegend Cement abscheiden. Gerade in eben beschriebenem Stadium wird ja auch eine Menge Cement gebraucht, weil das Thier, obgleich es bereits die flottirende Lebensweise aufgegeben hat, noch sehr wohl befähigt ist, seinen Wohnsitz zu wechseln und neues Kittmaterial für die Anheftung zu verwenden.

Darwin hat schon an Balaniden nachzuweisen versucht, dass die grosse Manteldrüse Cement liefert. Dieses Verhalten ist vornehmlich von Claus (1876, p. 84) bestritten worden, dem die Ausführgänge der Manteldrüse in die Cementgänge verborgen blieben. Die letztern werden sowohl bei ihrem Verlauf durch die grossen Manteldrüsen wie auch da, wo sie frei liegen, von einem einschichtigen Plattenepithel begrenzt. In mehrfachen Windungen durchlaufen die Cementausführcanäle die Antennen und münden stets am Grunde der Haftscheibe des 3. Gliedes derselben.

Der obere Drüsenschlauch hat bei dem zweiten Cyprisstadium eine wesentlich andere Form angenommen, er gleicht nun den von Hoek als Ovarien gedeuteten, keulenförmigen Körpern (Fig. 2 *C.D*). Hoek beschreibt (1879—1885, p. 74) diese muthmaassliche Anlage der Ovarien für *Lepas australis* Darwin folgendermaassen: „In der Nähe der ventralen Wandung des Thieres liegen ein Paar keulenförmige Körper, deren dickerer Theil nach der Vorderseite des Thieres gewendet ist und deren schmalerer Theil bis unter die Blindschläuche des Oesophagus verfolgt werden kann.“ Ob aber die keulenförmig angeordneten Drüsenzellen mit den von Hoek angeführten identisch sind, vermag ich nicht zu beurtheilen: so viel steht jedoch fest, dass sie mit dem obern Drüsencomplex des jüngsten Stadiums bei *Poecilasma aurantium* identisch sind und durch Verlagerung die, beim ausgewachsenen Thier im untern Theil des Stieles gelegene, nur unansehnlich ausgebildete Cementdrüse entstehen lassen. Sie werden auch jetzt von den Cementgängen durchlaufen (*C*), welche dann in den Mantel eintreten, um auch das Secret der noch immer ansehnlich ausgebildeten, gewundenen Drüsenschläuche des Mantels aufzunehmen.

Betrachtet man den Mantel eines nur wenig ältern Thieres, als es Fig. 2 darstellt, so erkennt man noch sehr wohl den gewaltigen, gewundenen Drüsenschlauch, dessen Zellen sich nunmehr freilich im Mantel zu zerstreuen beginnen.

Der Mantel besteht, wie wir oben sahen, aus zwei Hautlagen. Die äussere Lage, das Mantelektoderm, wird von kleinen, im Querschnitt ovalen Zellen mit deutlichen, runden, centralen Kernen ge-

bildet. Zwischen ihnen bemerkt man grössere, rundliche Zellen mit 2, 3 und mehr Kernen, welche wohl durch Verschmelzung von einkernigen Zellen entstanden sein können. HOEK (1876, p. 6) vermuthet, dass die von ihm bei *Balanus* gleichfalls beobachteten grossen Zellen den Ausgangspunkt zur Bildung der Ovarialzellen abgeben möchten, weil man bei ältern Thieren zuerst an den Stellen, wo die mehrkernigen Zellen des Mantelektoderms auftreten, Ovarialblindschläuche antreffe, welche dann später den ganzen Mantel erfüllen. Ob es sich thatsächlich so verhält, vermag ich an meinem Material nicht zu entscheiden. Die neuern Untersuchungen über die Furchung der den Cirripedien nahe verwandten Copepoden, nicht minder auch die eingehenden Studien von GROOM über die Furchung von *Balanus* scheinen darauf hinzudeuten, dass frühzeitig die Genitalzellen aus dem Verband der somatischen Zellen ausscheiden. Auf die Abkömmlinge der erstern hat dann auch bereits CHUN (1896, p. 96) die beiden Streifen von je 4 Zellen zurückgeführt, welche in der Ventralfläche des hintern Körperabschnitts von GROBBEN dargestellt wurden. GROBBEN deutet sowohl diese Zellenstreifen wie auch die von HOEK bei Balanenlarven an derselben Stelle erwähnten Zellenhaufen als Mesodermstreifen, während CHUN in ihnen die Anlagen der Keimdrüsen vermuthet.

Hand in Hand mit der Auflösung des gewaltigen Manteldrüsenschlauchs geht die Anlage der 5 definitiven Schalen, welche unter der zweiklappigen Schale hindurchschimmern. Schon DARWIN hat auf dieselben hingewiesen und hob ihre polygonal gefelderte, siebähnliche Structur hervor. Die erste Anlage der 5, als unpaare Carina, paarige Scuta und Terga bezeichneten Schalenstücke erfolgt fast gleichzeitig. PAGENSTECHER bezeichnet diese im Mantel gelegenen ersten Anlagen der Schalen als „Kerne", und CLAUS (1869, p. 13 u. 14) bemerkt über sie Folgendes: „Diese Kerne sind mit Kalk imprägnirte Chitinabsonderungen, an welchen sich die Zeichnung der subcuticularen Zellschicht genau wiederholt, indem die Absonderung an den Zellgrenzen eine viel bedeutendere Mächtigkeit erlangt hat und in Form von Wällen die zarten Felder umsäumt. Ueber die Kerne zieht sich aber noch eine äussere Chitinhaut hin, die als gemeinsame Cuticula mit der unterliegenden zelligen Subcuticularschicht die zwischen den Schalenkernen zurückbleibenden Nähte überkleidet. Diese Abschnitte bezeichnen die dünnhäutigen, nicht erstarrten Partien des Integuments und sind für das Wachsthum der Schalenstücke von ähnlicher Bedeutung wie die weich-

häutigen Fontanellen zwischen den flächenhaft ausstrahlenden Knochenstücken der Schädeldecke. Die 5 Schalenkerne sind in der That gewissermaassen als die Ossificationscentren der Carina, Terga und Scuta aufzufassen und wachsen durch Ansatz blättriger Kalkschichten an der Peripherie. Wenn aber das peripherische Wachsthum gleichmässig nach allen Seiten erfolgte, so müsste jeder Schalenkern genau im Centrum des betreffenden Schalenstückes liegen bleiben. Dies ist aber nur für den Kern der kahnförmig comprimirten Carina der Fall, die weit rascher in der Länge als an den Seiten fortwächst. An den paarigen Scuta und Terga bleibt die Schalenanlage dem Rande, und zwar den äussersten Ecken, am meisten genähert, und es lagern sich Ansatzschichten am mächtigsten sowohl an den zugekehrten, die Schalenhöhe vergrössernden Seiten, als ganz besonders in der Richtung der Längsaxe ab. Aber auch ein Dickenwachsthum kommt der Schale zu, welches freilich minder intensiv, aber doch deutlich nachweisbar durch Ansatz von Schichten von der untern Fläche her erfolgt. Somit kommen die Schalenkerne, welche den Ausgangspunkt für das Schalenwachsthum bezeichnen, mit der Dickenzunahme mehr und mehr in die obere und äussere Lage der Schale zu liegen." Diesen zutreffenden Ausführungen stimme ich durchaus bei und bemerke daher nur noch, dass die Form der zwar ausgebildeten, aber noch von der zweiklappigen Jugendschale bedeckten Schalenstücke bereits von Darwin und 1902 von Gruvel zur Genüge beschrieben wurde.

Doch wir haben der Entwicklung vorgegriffen. Da ja die Anlage der Schalenkerne Hand in Hand geht mit der Auflösung der Manteldrüse, so liegt die Vermuthung sehr nahe, die schon Willemoes-Suhm (1876, p. 148) ausspricht, dass die Drüsenzellen das Material für den Aufbau der Schalenkerne liefern.

In Folge der mächtigen Entwicklung der dorsalen Körpereinstülpung werden alle oberhalb derselben gelegenen Gewebe in den Pedunculus verlagert. Auf diese Weise gelangt auch die Cementdrüse (Fig. 16 *C. D*) in die Basis des Pedunculus. Sie ist nur unansehnlich entwickelt und zeigt den gleichen Bau, wie ihn Köhler (1889, p. 370—394) von dem Cementapparat angiebt. Den ausgezeichneten Berichten und anschaulichen Abbildungen dieses Autors vermag ich nichts hinzuzufügen. Jede Drüse steht noch mit einem Cementausführcanal in Verbindung (*C*). Die Cementgänge treten nach Auflösung der Manteldrüsen nicht mehr in den Mantel ein, sondern enden in der Cementdrüse. Nur sie allein liefert von

nun an Kittstoff und ist sehr unansehnlich entwickelt, weil ja die völlig ausgebildete Lepade nicht mehr befähigt ist, ihren Platz zu wechseln.

Schon bei dem zweiten Cyprisstadium sahen wir in der Unterlippe die Anlage einer Speicheldrüse auftreten, die jederseits an der vordern distalen Seite der Maxille ausmündet. Jetzt hat diese Anlage sich bedeutend stärker entwickelt. Ausser ihr aber findet sich noch eine zweite Speicheldrüse, nämlich das von Nussbaum als „undefinirbares Organ" bezeichnete Gebilde, welches an der Basis des ersten Cirrus hinter der Unterlippe liegt (Fig. 23 *S. D*). Beide Organe sind im ausgebildeten Zustand ganz gleichmässig gebaut, jedoch besteht ein Grössenunterschied: die an dem 1. Beinpaar gelegene Drüse ist bedeutend ansehnlicher als die in der Unterlippe gelegene. Im jugendlichen Alter verhält sich dies umgekehrt, in so fern die Lippendrüse umfänglicher ist und mit der am Cirrus gelegenen Drüse in Verbindung steht. Letztere scheint zu dieser Zeit noch keinen Ausführgang zu besitzen. Hiernach könnte man wohl vermuthen, dass die beiden, später völlig getrennten und mit besondern Ausführgängen versehenen Drüsen aus derselben Anlage durch Verlagerung von Zellen hervorgegangen sind. Um den Bau der Drüsen kennen zu lernen, wollen wir das Nussbaum'sche „undefinirbare Organ" betrachten. An der Basis des ersten Cirrus findet man jederseits eine ovale Erhebung (Fig. 20 *S. D*). Dieselbe ist von vielen, kleinen Oeffnungen, den Mündungen einzelliger Secretionsdrüsen, durchsetzt. Jede Secretionszelle ist flaschenförmig gestaltet und zeigt im breiten Basalabschnitt einen ansehnlichen Kern mit 2—3 Kernkörperchen. Die basale Hälfte der flaschenförmigen Zellen ist mit feinen Granulationen gefüllt; in dem verengten Halstheil trifft man zahlreiche Secretkörner an, welche durch die oben erwähnten Oeffnungen nach aussen gelangen. Meist münden 5 oder mehr Zellen durch denselben Porus aus. Wenn ich das „undefinirbare Organ" Nussbaum's als eine Speicheldrüse auffasse und ihm dieselbe Rolle zuschreibe wie dem an der innern Maxille ausmündenden, so stütze ich mich wesentlich auf den gleichen histologischen Bau. Es handelt sich beide Male um Drüsen, welche wahrscheinlich ein schleimiges Secret liefern, das die Bissen einspeichelt und sie zum Gleiten durch den Oesophagus befähigt.

8. Die Geschlechtsorgane.

Deutliche Anlagen von Geschlechtsorganen lassen sich bei den jüngern Cyprisstadien noch nicht beobachten; nur ein kleiner Vorsprung, ohne alle Segmentirung, in der Nähe der Basis des 6. Beinpaares giebt die erste Anlage des spätern Penis ab.

Erst bei den Individuen des ältesten Cyprisstadiums, welche unmittelbar vor dem Abwurf der zweiklappigen Schale stehen, sind die Geschlechtsorgane deutlich nachweisbar. *Poecilasma aurantium* ist, wie die meisten Cirripedien, ein Hermaphrodit, d. h. jedes Exemplar trägt gleichzeitig ausgebildete männliche und weibliche Geschlechtsorgane.

Die weiblichen Geschlechtsorgane bestehen aus Ovarien und Oviducten. Die Ovarien liegen im Mantel und münden durch die paarigen, vielfach geschlängelten Eileiter an der Basis des ersten Cirrus aus. Bei dem ältesten Cyprisstadium nehmen die Ovarien Anfangs den Platz ein, welchen der gewaltige Manteldrüsenschlauch inne hatte. Später erfüllen sie das Mantelinnere vollständig, dringen aber nicht in den Pedunculus ein. Die beiden Ovarien sind Anfangs völlig getrennt; erst durch ihre gewaltige Ausdehnung scheinen beide an den Stellen, an welchen die rechte und linke Mantelhälfte zusammenfliessen, nämlich an der Basis des Pedunculus, an der Carinalseite und an der Ventralseite oberhalb des Schalenschliessmuskels, secundär in einander überzugehen. Jeder Eierstock hat seinen besondern Eileiter, welcher nach Abwurf der zweiklappigen Schale besonders sicher nachweisbar ist. Die Eierstöcke bestehen aus zahlreich verästelten, mehr oder minder lang ausgezogenen, mannigfach verknäuelten Lappen, welche alle unter einander zusammenhängen, ähnlich wie es Gruvel (1893, p. 462) bei *Balanus tintinnabulum* schildert. Jedes Läppchen wird durch die Vereinigung mehrerer verzweigter Ovarialblindschläuche gebildet, welche durch ein zähes, homogenes Bindegewebe so innig verbunden sind, dass sie eine compacte Masse zu bilden scheinen. Die einzelnen Lappen des Ovariums werden durch Lücken, welche häufig von Muskelfasern durchquert werden, von einander getrennt. In den Ovarialschläuchen entwickeln sich die Eier, wie bereits R. Wagner (1834) klarlegte. Der Eierstock ist von einem zarthäutigen Sack umschlossen, der sich auf den Anfang des Eileiters mit fortsetzt. Die Wand der Ovarialschläuche wird durch eine Membrana propria gebildet, welcher auf der Innenseite Keimzellen aufsitzen. Die Keimzellen lassen

keine bestimmten Grenzen erkennen, ihre Kerne sind aber deutlich. Im Innern (Fig. 18) kann man 3 nach Form und Grösse verschiedene Zellarten nachweisen, ähnlich wie es NUSSBAUM (p. 69) für *Pollicipes polymerus* beschreibt. Die kleinsten Zellen mit einem deutlichen Kern glaube ich mit NUSSBAUM als embryonale Eizellen ansprechen zu dürfen. Bei der 2. Art von Zellen ist im Kern ein Kernkörperchen zur Ausbildung gekommen, welches mit den Zellen an Grösse zunimmt. Das Protoplasma dieser Zellen lässt ein feines Netzwerk erkennen. Bei der 3. Art von Zellen haben sich im Netzwerk des Protoplasmas kleine, glänzende Kügelchen, wahrscheinlich Nährzellen, die NUSSBAUM als Lecithinkugeln bezeichnet, eingelagert. Häufig treten in den Ovarialblindschläuchen Lacunen auf. Jeder Lappen des Eierstocks entsendet einen Gang, welcher mit den benachbarten Ausfuhrgängen sich vereinigend, in den Oviduct einmündet. Die Wandung der paarigen Oviducte wird von Plattenepithel gebildet, dem nach aussen eine sehr dünne Membrana propria aufliegt. Die Eileiter durchlaufen in der Richtung von dem Munde nach dem Stiel, ungefähr in der Mitte der Scuta, die Ovarien, setzen dann in der Höhe des 2. Beinpaares aus dem Mantel in den Körper über, um nunmehr in vielfach geschlängeltem Verlauf zwischen Darm und Leibeswand an der Basis des 1. Cirrus in einen Endsack auszumünden (Fig. 23 *O. D*), nachdem sie vorher einen grossen Bogen medial- und ventralwärts beschrieben haben.

Da das als Endsack bezeichnete Gebilde von den einzelnen Autoren verschieden gedeutet wurde — DARWIN hielt es für ein Gehörorgan —, so bemerke ich zunächst, dass man bei *Poecilasma aurantium* mit aller wünschenswerthen Schärfe den Oviduct von dem Ovarium bis in den Sack hinein verfolgen kann. Es bestätigt sich somit die vielfach bestrittene Behauptung HOEK's, dass der eigenartige Sack die Ausmündungsstelle der weiblichen Geschlechtsorgane darstellt. Er besitzt bei einem mittelgrossen, geschlechtsreifen *Poecilasma aurantium* eine Länge von 0,46 mm und eine Breite von 0,01 mm. Er weicht in seinem histologischen Bau in so fern von dem Oviduct ab, als er von Cylinderepithel ausgekleidet wird, dem eine bindegewebige Faserhülle aufliegt. Die Kerne der Epithelzellen liegen in der dem Lumen des Sackes abgewandten Hälfte; die Zellen zeigen ein feinkörniges Protoplasma, das nach der Basis zu grobkörniger wird. Einige Zellen fallen besonders durch ihren riesigen, runden Kern mit deutlichem Nucleolus auf. Die äussere Mündung des Sackes liegt als feiner Längsspalt auf einem minimalen Vor-

sprung an der dem Munde zugekehrten Basalfläche des 1. Cirrus. An dieser Stelle geht die Cuticula des Körpers auf die Innenfläche des Sackes über, wobei sie sich allmählich verdünnt.

Bei jüngern Individuen ist diese sackartige Erweiterung des Endabschnitts des Oviducts stets leer. Bei ältern Exemplaren dagegen ist sie von Secretmassen erfüllt, welche von den Cylinderzellen herstammen, deren distale Partie prall mit Secretkügelchen erfüllt ist. Die den Cylinderzellen aufliegende Chitinschicht ist bisweilen monströs verdickt und wird von sehr feinen, dicht gedrängten Porencanälchen durchzogen, welche den feinen Secretkügelchen den Durchtritt gestatten. Anfangs liegen sie der Chitinschicht an, lösen sich dann aber völlig von ihr ab und erfüllen bald das ganze Lumen des seitlich comprimirten Sackes. Durch Erhärtung dieses von den Cylinderzellen gebildeten Secrets entsteht die, fast bei allen Lepadiden wiedergefundene homogene, meist flaschenförmige Masse im Innern des Sackes (Fig. 21). Ich vermuthe mit Hoek, dass diese Secretmasse dazu bestimmt ist, die Eier vor ihrem Austritt zu verkitten und mit einer schützenden Hülle zu umgeben. Wie lange die Eier hier zurückgehalten werden und wie der Vorgang sich vollzieht, kann ich leider nicht sagen, da mir kein frisches Untersuchungsmaterial zur Verfügung steht.

Gleichzeitig mit dem ersten Auftreten weiblicher Geschlechtszellen finden wir auch die ersten differenzirten männlichen Geschlechtsorgane. Diese setzen sich aus Hodenfollikeln, Vasa deferentia und dem Penis zusammen. Die Hodenfollikel sind kurz vor Abwurf der zweiklappigen Jugendschale leicht nachweisbar. Sie treten zuerst in der Gegend der Basis des 1. Cirrus, hinter der Unterlippe, auf und dehnen sich rasch und gewaltig aus, ohne indessen zunächst noch einen Zusammenhang mit dem Penis erkennen zu lassen. An letzterm haben sich inzwischen starke, anastomosirende Längsmuskelbündel mit deutlicher Querstreifung ausgebildet. Seine Cuticula hat sich mächtig entwickelt und ist mit zerstreuten Borsten besetzt. Das Lumen ist von Bindegewebe erfüllt, welches mehrere Lacunen erkennen lässt, deren eine den ganzen Penis der Länge nach durchsetzt; sie bildet den spätern Ductus ejaculatorius. Der Penis ist an seiner Basis breit und verschmälert sich nach seinem freien Ende zu, welches fast die Basis des 1. Cirrus erreicht. Er beschreibt zunächst in der Medianebene des Körpers einen grossen, nach dem Körper zu offenen Bogen, um dann meist asymmetrisch zwischen den vordern Rankenfüssen einer Seite hindurch in den

Mantelraum überzutreten. Seine kräftige, geringelte Cuticula ist mit spärlichen Borsten besetzt; nur an dem freien Ende findet sich ein starkes Büschel von Haaren, zwischen denen der Ductus ejaculatorius ausmündet. Die Penismusculatur besteht aus einer äussern Ringmuskelschicht, unter der eine kräftigere, aus quergestreiften, anastomosirenden Fasern gebildete Längsmusculatur (Fig. 9) auftritt. Die einzelnen Muskelbündel beider Muskelschichten werden meist durch starke Bindegewebsfasern getrennt, die von der Peripherie bis in das Innere hinein das ganze Organ durchqueren, sind aber durch schräg verlaufende Muskelfasern verbunden, wie wir es bei der Ringmusculatur des Oesophagus kennen gelernt haben. In der Mitte verläuft, regelmässig gewunden und nur an seinem Ende gerade gestreckt, der von Plattenepithel ausgekleidete Ductus ejaculatorius, dessen Lumen meist von Sperma erfüllt ist. Das den Penis ausfüllende Bindegewebe weist zahlreiche Lacunen auf, in welchen wahrscheinlich die Nährflüssigkeit enthalten ist. Besonders fällt eine Lacune, die constant zwischen dem Ductus ejaculatorius und den Muskeln durch den ganzen Penis verläuft, dadurch auf, dass ihre Wandung von stark verdichtetem Bindegewebe gebildet wird. Seitlich verlaufen 2 kleinere Canäle, welche NUSSBAUM als Venen im Gegensatz zu der vorher erwähnten Arterie bezeichnet. Dass ich diese lacunären Räume, welche einer besondern differenzirten Wandung entbehren, nicht als Gefässe in Anspruch nehmen kann, habe ich früher hervorgehoben.

Die Hodenfollikel breiten sich immer mehr aus (Fig. 23 *H*) und nehmen dann einen grossen Theil des Körpers ein, indem sie sich zwischen alle Organe des Körpers drängen und sogar die Grundsegmente aller Beine erfüllen. Durch die Vasa deferentia (Fig. 23 *V. D*) werden die in den Hodenfollikeln bereiteten Spermamassen in den Penis, speciell in den Ductus ejaculatorius geführt. Die Ueberleitung des Sperma aus dem einzelnen Follikel in die paarigen, rechts und links gelegenen Vasa deferentia geschieht durch die Follikel selbst, indem sich einer an den andern reiht und einer das Sperma des andern aufnimmt, um es mit dem von ihm selbst bereiteten weiterzugeben (Fig. 17). Hier und da münden dann die Follikel in die mächtig entwickelten Vasa deferentia ein. Die letztern (*V. D*) verlaufen jederseits ventral vom Darm durch den ganzen Körper. Sie beginnen an der Uebergangsstelle des Oesophagus in den Magen, verstreichen dann längs der Leibeshöhle und der Bauchganglienkette, um sich schliesslich dem Darm zu nähern und an

dessen Seitenwänden sich fest aufzulagern. In der Höhe des 6. Beinpaares verschmächtigen sie sich bedeutend und verschmelzen ventralwärts, bevor sie in die Basis des Penis eintreten. Was die feinere Structur der Vasa deferentia anbelangt, so sei bemerkt, dass ihrer Bindegewebshülle eine starke, nur undeutlich quer gestreifte Ringmuskelschicht aufliegt, die in bestimmten Zwischenräumen von schräg verlaufenden Muskelbündeln durchbrochen wird. Nach innen zu liegt ein einschichtiges Epithel cylindrischer Zellen, welche bei starker Füllung der Vasa deferentia mit Sperma abgeflacht werden (Fig. 17 *V. D*).

9. Das Nervensystem.

Bei dem jüngsten festsitzenden Cyprisstadium besteht das Centralnervensystem aus einem obern Schlundganglion, dem Gehirn, und einem untern Schlund- oder Bauchganglion. Ersteres (Fig. 1 *G*) liegt dem Oesophagus ungefähr dort auf, wo dieser in den Magen übergeht, dicht oberhalb des Schalenschliessmuskels, und setzt sich aus einem rechten und einem linken Ganglion zusammen, welche durch eine lange Commissur (Fig. 5) verbunden sind. Nach oben, d. h. dem unpaaren Auge zugewandt, ist dem Gehirn ein unpaarer, ganglionärer Anhang angelagert, welcher als Lobus opticus bezeichnet werden kann, in so fern er Fasern zu dem unpaaren Auge entsendet. Zahlreiche, runde Nervenzellen liegen an der Oberfläche des Ganglions, während das ganze Innere von Marksubstanz erfüllt ist. Das Gehirn ist, in der Längsaxe des Thieres gemessen, 0,04 mm lang und besitzt eine Breite von 0,013 mm. Mittels einer unansehnlichen, paarigen Schlundcommissur steht das Gehirn mit dem Bauchganglion (Fig. 1 *B*) in Verbindung. Die Duplicität dieses mit zahlreichen Nervenzellen belegten Ganglions ist innerlich dadurch ausgeprägt, dass die Marksubstanz zwei runde Massen bildet, welche sich in der Mitte des Ganglions berühren. Die von dem Bauchganglion sowohl wie von dem Ganglion supraösophageale abgehenden Nerven sind äusserst zart, und ich fand es unmöglich, sie scharf von den Fasern des Bindegewebes zu unterscheiden. Ein deutlich zu erkennender paariger Nerv entspringt an den Enden des Bauchganglions, aber auch sein näheres Verhalten zu den übrigen Organen konnte nicht festgestellt werden. Das untere Schlundganglion ist 0,06 mm lang und 0,043 mm breit.

Die das rechte und linke Gehirnganglion verbindende ganglionäre Bindebrücke hat bei dem zweiten Stadium wesentlich an Ausdehnung

gewonnen, so dass allmählich die beiden Ganglien zu einem gemeinsamen, grossen Ganglion verschmelzen. Eine nun ansehnlich entfaltete Schlundcommissur verbindet es mit dem untern Schlundganglion, welches eine deutliche Theilung in zwei, unmittelbar hinter einander gelegene Ganglien erkennen lässt. Das vordere Ganglion ist fast doppelt so gross wie das dahinter gelegene, von dem zwei starke Nerven abgehen (Fig. 10). Die Schlundcommissur besteht im Wesentlichen aus Fasersubstanz, nur an der distalwärts gerichteten Seite sind auch einige Ganglienzellen eingestreut. Leider vermag ich keine genauen Angaben über den Verlauf der einzelnen Nerven zu machen und begnüge mich daher mit dem Hinweis, dass dicht hinter dem Schlundring ein starker, wohl nach den Mundtheilen verstreichender Nerv abgeht. Das gesammte Nervensystem ist von Neurilemm umgeben. Der histologische Bau des Centralnervensystems stimmt mit dem von Gruvel (1893, p. 490—503) für *Lepas anatifera* beschriebenen völlig überein.

Das Centralnervensystem nimmt in seinem Entwicklungsgang bald eine andere Form an (Fig. 11). Vom relativ kleinen Gehirn (Fig. 16 *G*) gehen seitlich von dem das unpaare Auge tragenden Lobus opticus 2 starke Pedunculärnerven ab, die den Stiel innerviren. Der Schlundring entsendet von seinem untern Drittel einen Nerven zur Rumpfmusculatur und kurz oberhalb seiner Vereinigung mit dem 1. Bauchganglion einen stärkern Nerven für die Mundwerkzeuge. Das anfänglich nur aus einem Ganglion bestehende Bauchmark hat sich bedeutend in die Länge gezogen und lässt eine Sonderung in mehrere Ganglien erkennen. Auf dem ältesten Cyprisstadium, kurz vor Abwurf der zweiklappigen Schale, haben wir es bereits mit 5 Bauchganglien zu thun. Das 1., das grösste aller Bauchganglien, giebt von seinem ersten Drittel aus einen mächtigen Nerven für das 1. Cirrenpaar ab. Es ist 0,15 mm lang und 0,01 mm breit. Dieses 1. Bauchganglion wird mit dem folgenden durch eine enorm lange, paarige Commissur verbunden. Dieselbe ist 0,13 mm lang, also fast so lang wie das 1. Ganglion selbst. Das 2. Bauchganglion ist gleichfalls ansehnlich entwickelt, in so fern es bei einer Breite von 0,007 mm eine Länge von 0,09 mm erreicht; es giebt hinten einen Nerven zum 2. Beinpaar ab. Eine breite, 0,03 mm lange und in ihrer Mitte gespaltene Brücke ganglionärer Substanz verbindet das 2. Bauchganglion mit dem 3.; sie giebt einen Nerven für die Musculatur ab. Das 3. Ganglion ist 0,1 mm lang. Von demselben werden das 3. Beinpaar jederseits durch starke

Nerven, der Darm und die Musculatur durch je 2 schwächere Nerven innervirt. Die compacte ganglionäre Verbindung des 3. und 4. Bauchganglions ist nur unmerklich schmäler als das 3. Ganglion und 0,015 mm lang. Nur mässig entwickelt ist das 4. Ganglion, welches einen Eingeweidenerv und einen Nerv zu dem 4. Beinpaar entsendet. Den Beschluss des Centralnervensystems bildet das äusserst verkümmerte 5. Bauchganglion. Dasselbe löst sich in mehrere Nerven auf, und zwar in je einen für das 5. und 6. Beinpaar und einen für den Penis.

Bei dem ausgewachsenen *Poecilasma aurantium* bildet sich nur noch statt der mächtigen Commissur zwischen dem 1. und 2. Bauchganglion ein Ganglion aus. Wir haben also jetzt 6 Bauchganglien vor uns (Fig. 23 *B*). An dem 6. Ganglion fällt besonders ein gewaltig entwickelter, unpaarer Nerv auf, der von der Ventralfläche abgeht, um den Penis zu innerviren. Leider konnte ich keinen Aufschluss über den speciellen Verlauf und die Art und Weise der Nervenendigungen gewinnen.

10. Die Sinnesorgane.

Von Sinnesorganen finden sich 1) die oben genannten Riechfäden der Haftantennen, 2) die rudimentären, aus den Stirnvorsprüngen des Nauplius abgeleiteten Tastorgane, 3) die Augen.

Die Riechfäden werden bei *Poecilasma aurantium* nicht abgeworfen, wie dies Claus für *Lepas* angiebt, sondern sind noch bei dem völlig ausgewachsenen Thier wohl erhalten. Jedoch sind sie sicherlich bei allen festsitzenden Stadien ausser Function, weil sie, wie die übrig gebliebenen Glieder der Antennen und der obere Theil des Pedunculus, vollständig in die Kittsubstanz eingebettet werden.

Die Augen sind in der Dreizahl vorhanden. Ein paariges, grosses Auge (Fig. 1 *O*) ist, wie bereits Darwin nachwies, durch mehrere Muskelbündel an dem äussern Arme der schon beschriebenen Vförmigen Chitinsehnen befestigt. Jedes Auge besteht aus einem kegelförmigen Pigmentkörper, aus welchem meist 10 lichtbrechende, kugelförmige Körper hervorragen. Das unpaare Auge (Fig. 1 *o*) liegt unmittelbar oberhalb des Gehirns. Es bildet einfache Pigmentablagerungen. Bei der Seitenlage des Thieres hat dieses unpaare Auge eine fast ellipsoidische Gestalt, von der Rücken- oder Bauchfläche aus betrachtet, erscheint es schmal und seitlich comprimirt. Diese Lage behält das Auge so lange inne, wie das Thier die zwei-

klappige Schale trägt. Die durch die veränderten Lebensbedingungen bedeutungslos gewordenen zusammengesetzten Augen gehen im Verein mit der Jugendschale verloren. Das unpaare Auge bleibt dagegen bis in das Alter hinein erhalten (Fig. 23 *o*). Es ist mittels Bindegewebe an der Oberfläche des Magens in der Nähe des Gehirns festgeheftet und wird vom Lobus opticus durch besondere Nerven innervirt. Diese Nervi optici schwellen in ihrem Verlauf zu einem kleinen Ganglion an, aus dem sie getrennt austreten, um aber schliesslich vereint in das Auge einzumünden. Da das Auge rings von zartern und dickern Fasern, wahrscheinlich theils nervöser, theils bindegewebiger Natur, umgeben wird, so ist der Verlauf der Nervi optici in der Nähe des Auges nicht näher festzustellen. Durch das Wachsthum, speciell durch das Abwerfen der Jugendschale, erfährt das Auge eine Drehung von 45° um seine Längsaxe, so dass, wenn wir das Thier in der Seitenlage betrachten, das Auge seine schmale Seite zukehrt.

Da das Auge dicht unter der Körperhaut in der Nähe der untern Schalenöffnung liegt, so ist es nicht ganz ausgeschlossen, dass es von Lichtstrahlen getroffen wird und dem Thiere den Unterschied zwischen Hell und Dunkel übermittelt.

Schlussbemerkungen.

Die Entwicklungsgeschichte und Anatomie von *Poecilasma aurantium* gaben uns über einige Verhältnisse Aufschluss, die bisher für Lepaden unbekannt waren resp. zur Klärung strittiger Punkte beitragen. Von den gewonnenen Resultaten hebe ich folgende hervor:

Die Grundglieder der Haftantennen tragen nicht zur Bildung des Pedunculus bei, sondern gehen im Verein mit der zweiklappigen Schale verloren.

Die zweiklappige Schale steht mittels einer starken Einsenkung chitinöser Substanz mit dem Mantel in inniger Verbindung.

Alle Körper- und Beinmuskeln sind ausser dem Schalenschliessmuskel quer gestreift.

Die Pankreasdrüse ist ein modificirter Abschnitt des Magens; weitere Magendrüsen fehlen, dagegen treten ansehnliche Oesophagus- und Magenaussackungen auf.

Die häufig bei Lepaden im Magen gefundene chitinige Röhre ist die von sehr feinen Canälchen durchsetzte, isolirte, chitinige Cuticula des Magens.

Der vom dorsalen Ende des Bauchganglions des jüngsten Stadiums abgehende starke Nerv bildet die erste Anlage der spätern, aus 6 Ganglien bestehenden Bauchganglienkette. Das unpaare Auge dreht sich bei der letzten Häutung um 45° um seine Längsaxe.

Zwischen der grossen gewundenen Manteldrüse und der Cementdrüse existirt ein Zusammenhang, und die Secrete beider Drüsencomplexe werden gemeinsam durch die Cementgänge nach aussen geführt. Die Manteldrüse ist also eine larvale Cementdrüse.

Die Niere ist ein modificirter Abschnitt der Leibeshöhle und bleibt in ständigem Zusammenhang mit derselben. Die Leibeshöhle steht mittels zweier constanter Ausführgänge mit der Mantelhöhle in Verbindung, welche das Secret der Niere nach aussen leiten.

Das Nussbaum'sche „undefinirbare Organ" ist eine Speicheldrüse und geht aus derselben Anlage hervor wie die in der Unterlippe gelegene Speicheldrüse.

Das Darwin'sche „Gehörorgan" an der Basis des 1. Cirrus steht durch den Oviduct in directer Verbindung mit dem nur im Mantel gelegenen Ovarium. Die eigenartige, homogene, meist flaschenförmig gestaltete Masse in diesem erweiterten Endabschnitt des Oviducts ist das erhärtete Secret der ihn auskleidenden Cylinderzellen. Ein Herz und Gefässe sind nicht vorhanden.

Zum Schluss sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Chun, für die Anregung zu dieser Arbeit und das mir gütigst zur Verfügung gestellte Material wie für die liebenswürdige Unterstützung bei Durchführung der Arbeit, ebenso den Herren Prof. Dr. zur Strassen und Dr. Woltereck meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichniss.

Aurivillius, Studien über Cirripedien, Stockholm 1894, in: Svensk. Vet. Akad. Handl., V. 26, No. 7.
—, Zur postembryonalen Entwicklung der Lepadriden, in: Öfvers. Vet. Akad. Förhandl., V. 50, 1893.
Brandt, Ueber das Nervensystem der Lepas anatifera, in: Mélanges biol. Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg, V. 7, 1871.
Burmeister, Beiträge zur Naturgeschichte der Rankenfüssler, 1833.
Chun, Atlantis, Cap. 3, Die Nauplien der Lepaden, in: Bibl. zool., V. 7, 1896.
Claus, Die cyprisähnliche Larve der Cirrip. u. ihre Verwandlung in das festsitzende Thier, Marburg 1869.
—, Untersuchungen zur Erforschung der genealog. Grundlage des Crustaceensystems, Wien 1876.
Darwin, A monograph of the Cirripedia. The Lepadidae. The Balanidae, 1851—1853.
Garner, On the structure of the Lepadidae, in: Rep. Brit. Assoc., 30. meeting Oxford, 1861.
Gerstäcker, in: Bronn, Class. Ordn. Thierreich., V. 5, Arthropoden, 1866—79.
Gruvel, Contribution à l'étude des Cirrhipèdes, in: Arch. Zool. exp., 1893.
—, Sur quelques points relatifs à la circulation et à l'excrétion chez les Cirrhipèdes, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 117, 1893.
—, Sur l'armature buccale et une nouvelle glande digestive des Cirrhipèdes, ibid., V. 117, 1893.
—, Sur le développement du rein et de la cavité générale chez les Cirrhipèdes, ibid., 1894.
—, Étude du mâle complémentaire du Scalpellum vulgare, in: Arch. Biol., V. 16, 1899.
—, Note sur la morphologie des formations cuticulaires des Cirrhipèdes pédonculés, in: Soc. Sc. phys. natur. Bordeaux, 1899.
—, Sur la morphologie des mâles nains des Scalpellum et sur les relations sexuelles des Cirrhipèdes en général, ibid. 1901.
—, Étude d'une espèce nouvelle de Lépadides et de Poecilasma carinatum, in: Bull. Hist. nat. Paris, V. 6, 1901.
—, Cirrhipèdes, in: Expéd. sc. Travailleur Talisman, 1902.

Hoek, Bidrag tot de kennis der sessile Cirripedien, 1875.
—, Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. I. Embryologie von Balanus, in: Niederl. Arch. Zool., V. 3, 1876.
—, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Cirripedien, in: Tijdschr. nederl. dierkund. Ver., V. 4—6, 1879—85.
—, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Cirripedien, ibid. V. 6, 1882—85.
— Report on the Cirripedia, in: Rep. sc. Res. Challenger, V. 25, 1883.
—, Over den anatomischen bouw der Cirripedien, in: Versl. Mededeel. Akad. Wet. Amsterdam, Afdeel. Natuurk., V. 2, 1886.
—, Larven von Cirripedien, in: Tijdschr. nederl. dierkund. Ver., V. 2, 1891.
Köhler, R., Recherches sur la structure du pédoncule des Cirrhipèdes, 1888.
—, Recherches sur la structure du système nerveux chez les Cirrhipèdes, in: Rev. biol. Nord France, 1889.
—, Recherches sur l'organisation des Cirrhipèdes, in: Arch. Biol., V. 9, 1889.
—, Recherches sur la cavité générale et sur l'appareil excréteur des Cirrhipèdes, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 114, 1892.
Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. der wirbellosen Thiere. Specieller Theil, V. 2, 1892.
Kossmann, Suctoria und Lepadidae, 1873.
Krohn, Beobachtungen über den Cementapparat und die weibl. Zeugungsapparate einiger Cirripedien, in: Arch. Naturgesch. V. 25, 1859.
—, Beobachtungen über die Entwicklung der Cirripedien, ibid. V. 26, 1860.
Kölliker, Beiträge zur Kenntniss niederer Thiere.
Mertens, Resultate von Untersuchungen über den innern Bau von Lepas, in: Arch. Anat. Physiol., 1851.
Nussbaum, Anatomische Studien an californischen Cirripedien, Bonn 1890.
Pagenstecher, Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgesch. von Lepas pectinata, in: Z. wiss. Zool., V. 13, 1863.
Wagner, R., Ueber die Zeugungsorgane der Cirripedien und ihre Stellung im System, in: Arch. Anat. Physiol., 1834.
v. Willemoës-Suhm, On the development of the Cirripedia, London 1876.
Zograf, Recherches sur le système nerveux embryonnaire des Nauplius et de quelques larves d'animaux marins, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 122, 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 23—26.

Durchgehende Bezeichnungen.

a'—b' obere Schalenöffnung zum Durchtritt des Pedunculus
a—b untere Schalenöffnung zum Durchtritt der Beine
A Haftantennen
B Bauchganglienkette
C Cementausführcanal
c. c Vförmige Chitinsehne
C. S Maxillarsehne
D Darm
G Gehirn
H Hodenfollikel, nur in Fig. 1 Saugscheibe des 3. Antennengliedes
L Leibeshöhle
L. R Leydig'scher Riechfaden
M Mund
Ma Magen
M. A Magenaussackung
M. S Schalenschliessmuskel
N Niere
O paariges Auge
o unpaares Auge
Oe Oesophagus
Oe. A Oesophagealaussackung
P Penis
Pa Pankreasdrüse
S rudimentäres Sinnesorgan
S. D schlauchförmige Manteldrüse
V. D Vas deferens.

Tafel 23.

Fig. 1. Jüngstes festsitzendes Cyprisstadium von *Poecilasma aurantium* nach Entfernung der Schale, von der Seite betrachtet. Seibert, No. I. *D* Muskel, welcher die Vförmige Chitinsehne dem Rücken nähert, *E* Muskel, welcher das Basalglied der Antenne in die Schale zieht, *F* und *T* Muskeln, welche den Körper in die Schale ziehen.

Fig. 2. Eine wenig ältere Cyprispuppe, in der gleichen Weise betrachtet. Seibert, No. I. *D. E* dorsale Einstülpung des Körpers, welche Pedunculus und Körper trennt, *V* Einsenkung der Schale in den Mantel zwecks inniger Verbindung.

Fig. 3. Querschnitt durch den Oesophagus des jüngsten festsitzenden Cyprisstadiums.

Fig. 4. Längsschnitt durch den Schalenschliessmuskel.

Fig. 5. Querschnitt durch das Gehirn des jüngsten festsitzenden Cyprisstadiums.

Fig. 6. Querschnitt durch die rechte Cementdrüse und durch die rechte Mantelhälfte der in Fig. 2 abgebildeten Cyprispuppe. *E* Eintrittsstelle des Cementcanals in die Drüse.

Fig. 7. Querschnitt durch den grossen, gewundenen Manteldrüsenschlauch.

Tafel 24.

Fig. 8. Querschnitt durch den Oesophagus, Magen und Darm des ältesten festsitzenden Cyprisstadiums.

Fig. 9. Längsschnitt durch die Musculatur eines völlig ausgebildeten Penis. Unter einander anastomosirende Längsmuskelbündel mit darüber liegenden, in bestimmten Zwischenräumen unterbrochenen und durch quer verlaufende Muskelfasern verbundenen Ringmuskelbündeln.

Fig. 10. Reconstruction des Centralnervensystems des zweiten festsitzenden Cyprisstadiums.

Fig. 11. Reconstruction des Centralnervensystems des ältesten Cyprisstadiums. *1—5* 1.—5. Bauchganglion.

Fig. 12. Querschnitt durch die Leibeshöhle und Niere eines ausgewachsenen *Poecilasma aurantium.*

Fig. 13. Der auf Fig. 12 folgende Querschnitt durch Leibeshöhle und Niere. Erstere hat sich in zwei Theile getheilt.

Fig. 14. Der auf Fig. 14 folgende Querschnitt. Der untere Theil der Leibeshöhle ist Niere.

Fig. 15. Querschnitt durch die Uebergangsstelle des Leibeshöhlenepithels in das der Niere.

Tafel 25.

Fig. 16. Aeltestes Cyprisstadium kurz vor Abwurf der Jugendschale, von der Seite betrachtet. Seibert, No. I. *D.E* dorsale Einstülpung des Körpers, *Ca* die unter der zweiklappigen Schale gelegene Anlage der Carina, *Sc* die der Scuta, *T* die der Terga.

Fig. 17. Frontalschnitt durch den Körper eines mittelgrossen, geschlechtsreifen *Poecilasma aurantium.*

Fig. 18. Längsschnitt durch einen Ovarialblindschlauch.

Fig. 19. Längsschnitt durch die rechte äussere Maxille eines ausgewachsenen *Poecilasma aurantium. M* quergestreifte Muskeln.

Fig. 20. Längsschnitt durch die Speicheldrüse an der Basis der Unterlippe.

Fig. 21. Querschnitt durch den erweiterten Endabschnitt des Oviducts an der Basis des 1. Cirrus.

Fig. 22. Querschnitt durch das Magenepithel eines ausgewachsenen *Poecilasma aurantium.*

Tafel 26.

Fig. 23. Ausgewachsenes *Poecilasma aurantium* nach Abtragung der Schalen und des Mantels, von der Seite betrachtet. SEIBERT, No. I. *O.D* Oviduct, *Sp* Speicheldrüse, *L.A* Ausführgänge der Leibeshöhle.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

The Nervous System and Subradular Organ in two Genera of Solenogastres.

By

Harold Heath,

Leland Stanford Jr. University, California.

With Plate 27.

Among the material collected by the U. S. F. C. Str. Albatross in the vicinity of the Hawaiian Islands during the spring and summer of 1902 were a small number of Solenogastres that have come into my possession. An additional collection was made while I was acting naturalist aboard the same vessel in Alaska during the past summer. Complete reports on these species will appear in the Bulletin of the Fish Commission; but permission has kindly been granted me by Commissioner G. M. Bowers and his staff to publish this preliminary paper on some features connected with the nervous system.

All the Hawaiian specimens were killed and fixed in 50 $^0/_0$ alcohol for an hour or so when the percentage was gradually increased to 85. The same method was employed with several specimens of Alaskan species and the results in all cases were highly satisfactory. Contrary to a commonly expressed belief the cuticle covering the body is fairly porous and experiments show that it is by no means impervious to the ordinary fixing solutions. Where alcohol of low grade is used as a killing fluid it is desirable to keep the material at a temperature not exceeding 15 ^{0} C to prevent maceration; otherwise no precautions are necessary.

In this connection it may be of value to give the results of fixation with other reagents where the preservation of the spicules and the normal external appearance was not a desideratum. Formaldehyde, corrosive sublimate, corrosive acetic, alcohol of different grades, picro-acetic, Gilson's, Flemming's and Vom Rath's fluids and several other mixtures that proved valueless were used. The first two gave indifferent results at best; corrosive acetic and Gilson's fluid were very good;

absolute alcohol and all grades above 80 % were not satisfactory; Flemming's fluid gave excellent fixation but darkened the tissues badly; while Vom Rath's solution was in many respects the most satisfactory, especially when followed with a 1 % solution of pyroligneous acid. Specimens thus treated were especially good for the study of the nervous system.

Delafield's haematoxylin and Heidenhain's iron haematoxylin with a light secondary stain of rubin were, so far as my experiments show, among the better stains. In *Proneomenia* especially, many nerves, such as some of the pedal and pallial commissures, traverse the visceral cavity for relatively long distances and are not firmly held by connective tissue or muscle fibres. Hence to prevent their dislodgment it is necessary to exercise extreme care in fixing sections to the slide and in their subsequent treatment.

The genera concerned in the present paper are a single species of *Proneomenia* and *Rhopalomenia* from the Hawaiian Islands. In every case the results discussed in the following pages have been gained from dissections and have been confirmed by a careful study of sections.

In the species of *Proneomenia* under discussion the mouth opening, subterminal in position, and having the form of an elongated slit, leads in to a buccal cavity that in fully expanded specimens is of generous proportions (Fig. 4). As in other members of the genus the inner surface of the buccal wall is richly supplied with sense organs. The most conspicuous of these consists of two horseshoe-shaped ridges, composed of high columnar cells, richly ciliated and containing relatively large blood sinuses. The first projection is located a short distance within the mouth cavity which it entirely surrounds save on the posterior wall. The other is situated close to the junction of the mouth and pharynx though its hinder free extremities unite with the corresponding portions of the external one. In other words these two ridges are inclined to each other at an angle of about 30° thus embracing an area that may be termed the cirrose region, which is characterized by the presence of numerous inwardly projecting finger-shaped processes that function as sense organs or possibly collectors of food. Another sensory prominence of low elevation is located external to the outer of these larger ridges with which it is coextensive. Throughout its entire extent it is in immediate contact with numbers of ganglionic cells and its constituent elements are almost altogether sensory cells.

The pharynx is of medium length and passes without any special modification into the stomach-intestine. On the ventral pharyngeal wall the well developed polystichous radula is placed, its relations being essentially the same as in the Glossophora generally. Immediately beneath its forward border are two patches of high columnar cells (Fig. 5 *s.r.o*), each group being capable of retraction within a sheath or being everted and fully exposed. Both are innervated by nerves from ganglia not hitherto described and I shall attempt to show that they are probably to be considered as the homologue of the subradular organ of the Chitons and some of the Prosobranchs.

In *Rhopalomenia* the mouth is of about the same size as in *Proneomenia* and the sense organs with which it is supplied are likewise similar and of the same general arrangement. Differences occur in the opening into the pharynx, which is relatively very narrow, and in the slender greatly elongated character of the pharyngeal tube. At a distance from the front end of the body of upwards of twice the diameter of the animal the pharynx unites with the stomach-intestine which continues forward as a blind sac to a point somewhat in front of the brain. Close to the junction of the pharynx and gut the salivary glands are attached and at this point the buccal and subradular ganglia are situated. The radula is absent and a well defined subradular organ is also lacking. Immediately above the subradular ganglia are high columnar cells that may perhaps be considered the rudimentary or diffuse sense organ.

In the present species of *Proneomenia* the brain is of medium size (Figs. 1, 4) and is situated in front of the unpaired salivary gland in a depression that probably marks the dividing line between the mouth and pharynx. From its anterior and lateral borders three pairs of nerves (Fig. 1 *n*) arise and develop branches some of which may be traced to the body wall and probably to the hypodermal sense organs anterior to the hinder border of the mouth. The remaining fibres remain attached to the digestive tube and unite with a sheet of ganglion cells that are almost coextensive with the buccal wall. In favorable sections these ganglionic masses appear to be arranged in small groups each of which is continuous with two or more nerve bundles, thus forming a close-meshed plexus. From this network some fibres pass outward and appear to unite with somatic muscles and hypodermal sense organs while others may be traced far into the ciliated buccal ridges mentioned previously. Other nerves probably from the same source pass into the cavity of each cirrus. These

latter structures have been supposed by some authors to possess in addition to a sensory function an adhesive character and are perhaps instrumental in grasping food. In this species there are evidences of a secretion surrounding each cirrus and of a nature not duplicated elsewhere within the digestive tract but that it is adhesive in character is not assured. On the other hand I have in my possession a species of *Neomenia* from the Sandwich Islands that was preserved attached to a polyp of *Epizoanthus* or some nearly related genus. Its proboscis was protruded through the body wall of the coelenterate and the cirri were on the outside. If the cirri are instrumental in collecting food it must be in connection with Diatoms, Foraminifera or organic debris upon which the Solenogastres feed at times. As the matter stands there is no evidence whatever that the cirri are food collectors. The fact that these filaments are protruded from the mouth (at least in preserved specimens) and are composed of sensory cells with a well developed nerve supply suggests that they may be organs to determine the nature of the animal's food or the character of its surroundings.

Attention has been called to a low sensory ridge situated a short distance within the mouth opening and external to the outer of the large sensory ridges which it equals in length. It is chiefly composed of slender columnar cells slightly pigmented and nearly twice as high as any of the neighboring epithelial cells. Throughout its entire extent it is underlaid by a rod-like mass of ganglion cells from which numerous fibres are given off to the sensory cells above it. On the other hand other nerves pass off to the ganglionic network surrounding the buccal mass.

From the postero-lateral borders of the brain three nerves arise on each side, the pedal, pallial and buccal connectives. For some distance these course along close together within the visceral cavity. More posteriorly each pedal nerve gradually passes downward and traversing the anterior pedal gland unites with the ventrally situated elongated pedal ganglion. About the level of the hinder end of the radula the first pedal commissure is situated. In calibre it is slightly larger than the succeeding commissures yet all may be traced in sections and dissections. In a very few cases a nerve has been traced from the middle section of some of the pedal commissures into the tissue of the foot. In the majority of cases this region is innervated by nerves given off on the inner side of the pedal cords. On the outer side nerves arise that innervate the body musculature and

probably the hypodermal sense organs of the under side of the animal.

Each pallial cord after leaving the brain also enters the anterior pedal gland and soon takes up a permanent position along the sides of the body. From it nerves originate that coursing dorsally or ventrally supply those regions not directly connected with the pedal system. Pallio-pedal connectives appear to be about as numerous as pedal commissures and anteriorly they probably commence at the same level. In the study of sections they are to be differentiated from ordinary nerves only in exceptional cases. On the other hand dissections show with the greatest distinctness that at points roughly corresponding to the intervals between the gut pouches connectives are present. At times these are of extreme tenuity but in this species of *Proneomenia* their attachment to the body wall or to the gut is slight and with careful manipulation their relations may be demonstrated beyond question. Unlike the pedal commissures they frequently develop branches that may be traced to the surface of the gut or to the body wall.

Before considering the buccal system a brief comparison will be made with the brain and its chief nerves in *Rhopalomenia*. These are shown in slightly diagrammatic fashion in Fig. 2. It will be seen that neglecting minor differences the nerves arising from the front end of the brain are similar in origin to those in *Proneomenia* and dissections show them to have essentially the same distribution. The pedal, pallial and buccal connectives are likewise similarly related in both forms. Owing to the relatively large amount of muscle and connective tissue and the small size of the nerve fibres it is difficult to trace these to their destination by means of dissections. With the pedal commissure also it has been possible to follow merely the first and a few succeeding ones. Somewhat less difficult is the tracing of the pallio-pedal connectives but these do not appear with the diagrammatic clearness of those in *Proneomenia*.

The buccal connectives pass almost horizontally backward and are free in the visceral cavity or only slightly attached to the visceral wall. At a point about midway between the brain and the buccal ganglia a dorsal commissure (Figs. 1, 4) is developed that rests upon the dorsal wall of the pharynx. On each side of the mid-line it gives rise to a nerve that extends forward and after branching repeatedly becomes lost in the tissues of the pharynx. Furthermore there is a pair of nerves on the sides of the dorsal aorta which may be traced

posteriorly to point corresponding closely to the hinder end of the salivary glands. Anteriorly each breaks up into a number of branches that become lost amid the muscle and connective tissue a short distance behind the brain in close proximity to the branches from the dorsal commissure.

The buccal ganglia (*b.g*) are relatively large structures slightly imbedded in the pharyngeal wall on each side of the radula. From the posterior borders of each the commissure takes its rise and imbedded in the muscular pharyngeal wall passes behind or dorsal to the radula. In one specimen there appeared to be fibres originating from the commissure and entering the surrounding muscles but in the other two specimens this was apparently not the case. On the other hand two or three nerves are invariably developed from the buccal ganglia and some of their branches may be traced for a considerable distance in the pharyngeal wall.

In a foregoing paragraph attention has been called to two groups of high columnar cells situated immediately in front of the radula on each side of the mid-line. Each group is roughly hemispherical in form and in one specimen is partially enveloped in a fold of the surrounding tissue (Fig. 5). In another individual it is more exposed. Furthermore this organ is not only subradular in position but in its finer histological details is strikingly like the subradular organ in the Chitons; in fact a description of one answers equally well for the other save that in the Chitons it is ciliated and in the Solenogastres it is not. It has long been known that this organ in the Chitons is a paired structure. The epithelial cells composing it form two closely united masses innervated by the appressed subradular ganglia. In this species of Solenogastre the two halves of the organ, or better the two organs, are dorsally completely covered by the radula and are separated by a distance equal to half of its width. In a contracted condition they are beneath the front end of the radula but in an everted condition they project somewhat beyond it into the cavity of the pharynx.

Slightly behind and to the outside of each subradular organ the subradular ganglia are located (Figs. 1, 4 *s.r.g*). They are globular in form, clearly differentiated and measure in diameter approximately one third that of the subradular organ. The commissure uniting the ganglia and the connectives leading to the buccal connectives may be determined without much difficulty in sections but it is a tedious and delicate operation to trace them through the muscles that are largely instrumental in moving the radula. In sections fine fibres may be

seen leaving the ganglia and appearances indicate that others arise from the adjoining portions of the commissure. All are exceedingly delicate but some may be clearly traced to the base of the subradular organ.

Rhopalomenia, as noted previously, is characterized by the great length of the pharynx and buccal system (Fig. 2) and yet the relations of the two are essentially like those of *Proneomenia*. The buccal ganglia are clearly defined, loosely attached to the pharyngeal wall and are connected by a well developed commissure that lies beneath the pharynx a short distance in front of its union with the stomach-intestine. A very short distance in front of the buccal ganglia the pharyngeal epithelium is of considerably greater height but the component cells are not arranged into a sharply marked group that may be definitely called the subradular organ. It is of much interest, however, to note that immediately beneath this sensory area there is a well defined subradular commissure with two clearly developed ganglia and their connectives, all holding the same relations as in *Proneomenia*. At the junction of the subradular commissure and each buccal connective is a small group of ganglion cells from which the dorsal commissure (*d. c*) takes its origin. It is of the same calibre as the subradular commissure and may be traced without great difficulty over the dorsal wall of the pharynx. As the figure shows it is located much nearer the buccal ganglia than in *Proneomenia* but otherwise shows no striking peculiarities.

In another species of Solenogastre, whose relationships I have as yet not determined, there is a group of relatively high columnar cells situated in front of the radula but owing to the difficulty of differentiating the nerves from the dense mat of surrounding muscle and connective tissue its homologies are unknown. Several other Solenogastres as figured by various authors also appear to have subradular sensory areas. This is strikingly the case with *Proneomenia sluiteri* as described by Heuscher[1]). The drawing of the radula (pl. 27, fig. 13) shows a sharply circumscribed group of very high columnar cells in structure and location almost exactly like one of the subradular organs in the present species of *Proneomenia*. As nothing is known of the innervation of this region in any of these species it is impossible to state that they are subradular organs, yet I have little doubt that at least in *Proneomenia sluiteri* such is the case.

1) J. Heuscher, Zur Anatomie und Histologie der Proneomenia sluiteri, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 27, 1893.

Comparing the buccal system of the Solenogastres with that of the Chitons fundamental resemblances and differences are evident some of which may be accounted for by the concentration of the circumoesophageal nerve ring and others that do not meet with such a ready solution. Owing to the centralization of the cerebral ganglia the buccal connectives pass backward to surround the pharynx and not forward and then backward as in the Chitons. A dorsal commissure is present in both. In the Chitons it is situated in front of (dorsal to) the buccal cavity and gives rise to two nerves that I have followed (in *Cryptochiton stelleri*) far back on the dorsal aorta and there are indications, noted heretofore, that this is also the case in the Solenogastres. The buccal ganglia are usually not clearly defined in the Chitons and when present ordinarily occur at the origin of the dorsal commissure. Up to this point the differences are relatively slight and not sufficient to mask the fundamental resemblances. The greatest disagreement exists in connection with the subradular ganglia and connectives. In the Chitons this system arises from the circumoesophageal nerve ring at its junction with the suboesophageal commissure and the buccal connectives; but here in the Solenogastres it is attached far down on the buccal connectives. While it is possible to imagine the method by which this condition of affairs has been produced it is not possible with the small amount of data at hand to draw any conclusions in which much confidence may be placed. This may only be done after a broad comparative study of many species has been made.

Commencing at about the level of the seminal receptacle the pedal cords in *Proneomenia* gradually decrease in size and finally become so delicate that their connections have never been determined. In dissections and in sections also, they have been traced into close proximity to some of the branches from the pallial cords but no actual connection has ever been discovered. The pedal commissures throughout the body proper appear to be about as numerous as the pallio-pedal connectives. Posteriorly they also become very delicate and finally cease about the middle of the cloacal passage.

The pallial cords, passing internal to the oviduct, terminate above the cloacal passage in the latero-posterior ganglia that are united by a relatively long commissure passing over the rectum (Fig. 6). Exactly in the mid-line a nerve arises from this commissure and passing backward terminates in the group of ganglion cells beneath the posterior dorsal sense organ (Figs. 1, 3, 6). None of its branches appear to

have any other destination. In a species of *Neomenia* from Hawaii a similar nerve is present that passes backward and terminates in the body wall at a point a short distance dorsal to the cloacal opening. No dorsal sense organ has been discovered in *Neomenia* and it is possible that the region innervated by this nerve is to be considered the equivalent of this sense organ in other forms, it being in a diffuse condition in this genus. The other nerves leading from the latero-dorsal ganglia have been traced to the cloaca, the reproductive organs and the body wall.

In *Rhopalomenia* (Figs. 2, 6) the pedal cords continue with even calibre the entire length of the animal. In the region of the reproductive organs they gradually assume a more dorsal position and unite with the pallial cords; or more strictly speaking the pedal and pallial cords are posteriorly united by one or two short connectives whose boundaries are not sharply defined. In Fig. 2 their union is effected some distance anterior to the pallial commissure. The last pedal commissure is located at a level corresponding to the union of the oviduct and pericardium. Pallio-pedal connectives are difficult to demonstrate with certainty owing to the abundance of muscle and connective tissue. Fig. 6 gives the results of the dissection of one specimen and Fig. 2 (posterior half) was carefully reconstructed from sections. The two superior ganglia are united by a strong commissure which in the mid-line gives rise to a nerve that unites with the dorsal sense organ and apparently some of the neighboring muscles. In one specimen (Fig. 6) a heavy nerve originates at the termination of the pedal cords and is distributed to the body wall, the cloaca and the reproductive organs in the immediate vicinity. In another individual this same region was supplied by several nerves whose roots are shown in Fig. 2.

Explanation of Figures.

Plate 27.

The anterior half of Figs. 1 and 2 and all the nerves in Figs. 3 and 6 have been drawn from dissections; the posterior half of Figs. 1 and 2 have been carefully reconstructed from sections. Only the more important nerves are shown.

The following abbreviations have been used in lettering the figures:

b.g buccal ganglia
cl cloaca
c.p cloacal passage
d.c dorsal commissure
d.o dorsal sense organ
l.g posterior pallial ganglion
n nerves to front end of body
pl pallial cords
p pedal nerves (shaded)
pc pericardium
r radula
s.r seminal receptacle
s.r.g subradular ganglion.

Fig. 1. Anterior and posterior portions of the nervous system of an unnamed species of *Proneomenia.*

Fig. 2. Same of a species of *Rhopalomenia.*

Fig. 3. Side view of nervous system and reproductive organs in *Proneomenia.*

Fig. 4. Diagram illustrating relation of brain and principle nerves in front end of *Proneomenia.* Circles represent subradular organs whose ganglia are more outwardly placed while the larger buccal ganglia are posterior.

Fig. 5. Longitudinal section through radula of *Proneomenia.* *b.c* buccal commissure, *r.s* radular support, *s.r.c* subradular commissure, *s.r.o* subradular organ.

Fig. 6. Side view of nerves and reproductive organs in *Rhopalomenia.*

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Ueber die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei Planorbis corneus.

Von

Otto Pötzsch aus Frankfurt a. M.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel 28—30 und 10 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Unter den zahlreichen, über die Organentwicklung der Mollusken handelnden Arbeiten besteht bezüglich der Entwicklung der sogenannten mesodermalen Organe ein schroffer Gegensatz zwischen ältern und neuern Befunden, in so fern Meisenheimer die Entstehung von Niere, Pericard, Herz und Geschlechtsorganen auf eine gemeinsame, ektodermale Primitivanlage zurückführt, ein Ergebnis, das sich mit der früher herrschenden Ansicht in keiner Weise vereinbaren lässt. Gestützt auf die eingehenden Untersuchungen der ältern Forscher, unter denen hinsichtlich der Gastropoden vor allem v. Erlanger und Rabl zu nennen sind, glaubte man sich berechtigt, die hier in Frage kommenden Organe aus dem Mesoderm ableiten zu müssen. Eine erneute Untersuchung und Nachprüfung dieser Verhältnisse unter Benutzung der Hülfsmittel moderner Technik führte indessen zu den eben erwähnten, gänzlich abweichenden Ergebnissen, wie sie in völliger Uebereinstimmung sowohl an Pulmonaten (*Limax*) wie an Lamellibranchiern (*Dreissensia*, *Cyclas*) gewonnen wurden.

Die an *Limax maximus*, einem stylommatophoren Pulmonaten, angestellten Untersuchungen mussten es nun wünschenswerth erscheinen lassen, die Entwicklung der sogenannten mesodermalen Organe bei einem basommatophoren Pulmonaten zum Vergleich heranzuziehen, und Rabl's klare und übersichtliche Darstellung der äussern Formentwicklung von *Planorbis* legte es nahe, diese Form zum nähern Studium zu wählen, zumal dieselbe gegenüber dem nicht minder

häufigen *Limnaeus* den Vortheil darbot, dass die Embryonen sich aus ihren Eihüllen in Folge einer festern Consistenz der letztern leichter herauspräpariren liessen.

Beabsichtigt war auch, die Genitalorgane auf ihre Entstehung hin zu untersuchen. Beim Materialsammeln hatte ich jedoch den meisten Wert auf relativ junge Stadien gelegt, und bei der spätern Untersuchung ist es mir nicht gelungen, auf diesen jüngern Stadien bereits auch nur eine Andeutung einer Anlage der Geschlechtsorgane aufzufinden. Auch stellte sich die Untersuchung der Nieren-Herzentwicklung als ziemlich schwierig heraus, weshalb ich genöthigt war, mich auf diese zu beschränken und diejenige der Genitalorgane einer anderweitigen Bearbeitung zu überlassen, die im hiesigen Institut in Angriff genommen wurde und gewissermaassen eine Fortsetzung meiner Arbeit bilden soll. Ein Umstand, der das Studium der Vorgänge im Einzelnen, zumal bei der Herzentwicklung, so sehr erschwerte, war das geringe Zellenmaterial des betreffenden Organcomplexes, dessen wenig compactes Aussehen wohl auch der Grund gewesen sein mag, weshalb RABL in seinen sonst sehr genauen Untersuchungen, wie sich im Verlauf der Arbeit noch herausstellen wird, gar nichts von der Herzentwicklung hat feststellen können.

Auf eine Besprechung der meist recht unsichern Angaben früherer Forscher über unsern Gegenstand verzichte ich, da MEISENHEIMER in seiner Arbeit über *Limax maximus* eine ausführliche Literaturübersicht gegeben hat. Es werden deshalb in der folgenden Darstellung neben den RABL'schen Untersuchungen über die Entwicklung der Tellerschnecke im Wesentlichen nur die neuern Beobachtungen über die Entwicklung von *Paludina* (v. ERLANGER, TÖNNIGES, DRUMMOND) und *Limax* (MEISENHEIMER) Berücksichtigung finden.

Für die Anregung zu dieser Arbeit bin ich Herrn Prof. KORSCHELT zu grossem Dank verpflichtet, ebenso Herrn Dr. MEISENHEIMER für vielseitige Förderung und Unterstützung im Laufe meiner Untersuchungen.

Material, Methoden der Conservirung, Färbung etc.

Das Material der vorliegenden Untersuchung stammt aus dem Teiche des hiesigen Botanischen Gartens, in welchem während des ganzen Sommers *Planorbis* reichlich Laich absetzte, so dass mir Material in Fülle zu Gebote stand. Der an untergetauchten Pflanzentheilen und welken Blättern befindliche Laich von *Planorbis* lässt sich durch seine flach scheibenförmige Gestalt und die röthliche Farbe ohne

weiteres von demjenigen von *Limaeus* unterscheiden, der sich zumeist an der Unterseite der auf dem Wasserspiegel schwimmenden Blätter findet und durch seine wurstförmige Gestalt sowie ein vollständig wasserhelles Aussehen charakterisirt erscheint.

Zur Conservirung benutzte ich, nach vorheriger Oeffnung des Cocons und Abspülen des dem Embryo anhaftenden Eiweisses in physiologischer Kochsalzlösung, hauptsächlich HERMANN'sche Lösung und daneben ZENKER'sche Lösung. Mit letzterer Flüssigkeit conservirtes Material erwies sich namentlich geeignet zur Herstellung von Totalpräparaten, bot aber auch zur Gewinnung von Schnittserien durch ältere Embryonen und ganz junge Stadien (Blastulae und Gastrulae) Vortheile gegenüber der HERMANN'schen Lösung dar, für die sehr jungen Keime deshalb, weil die mit HERMANN'scher Lösung conservirten die DELAFIELD'sche Hämatoxylinfarbe nicht annahmen, die ich aus einem gleich zu besprechenden Grunde für diese Stadien der sonst angewandten HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Färbung vorzog.

Die Orientirung der jungen Larven wurde mit Hülfe der bekannten Nelkenöl-Collodium-Methode von R. W. HOFFMANN (in: Z. wiss. Mikrosk., V. 15) vorgenommen, um eine bestimmte Schnittrichtung zu ermöglichen. Die Dicke der Serienschnitte betrug 5 μ. Als Orientirungsmarken und Anhaltspunkte zur Bestimmung des relativen Alters der einzelnen Embryonen diente einmal die mehr oder weniger tiefe Einbuchtung zwischen Fuss und Eingeweidesack und sodann die Ausbildung der Radulatasche, die an dem aufgehellten Object sehr klar zu erkennen war.

Die Färbung der Schnitte geschah, wie oben schon bemerkt, fast ausschliesslich nach der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Methode. Nur für die ganz jungen Stadien wandte ich die einfache Hämatoxylinfärbung an, weil der Dotter durch die erstere ganz schwarz gefärbt wurde und dadurch die Klarheit des Bildes beeinträchtigte. Für Totalpräparate ergab sich als günstigstes Färbemittel Alaunkarmin, der sehr stark mit Salzsäurealkohol ausgezogen wurde.

I. Erste Anlage der Organe: Niere, Pericard und Herz.

a) Gemeinsame Anlage aller drei Organe.

In seiner Abhandlung „Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke" hat RABL festgestellt, dass auf dem Blastulastadium, auf welchem von Ektodermzellen etwa 40, von Entodermzellen 10 vorhanden sind, zwischen

Ektoderm und Entoderm 2 Zellen mit grossem Körnchenreichthum auftreten. Sie liegen streng symmetrisch zur Mediane im Innern der Blastula, fest an die Wand angepresst. Ihre Entstehung führt RABL in Uebereinstimmung mit der damals bezüglich der Entstehung des Mesoderms herrschenden Auffassung auf das Entoderm zurück, denn diese beiden Zellen sind die Urmesodermzellen; aus ihnen leitet RABL 2 Mesodermstreifen ab, die längere Zeit bestehen bleiben. Sie beginnen dann, von vorn anfangend, sich aufzulösen und zum grössten Theil das Mesenchym zu liefern. Aus der hintern, ventral gelegenen Partie des linken Mesodermstreifens glaubt nun RABL die Anlage der bleibenden Niere ableiten zu müssen, denn es tritt an dieser Stelle eine Zellenanhäufung auf, die sich zur Niere heranbildet, und „man sieht", so schreibt er, „dass das Ektoderm immer continuirlich in einfacher Schicht über die fragliche Zellengruppe hinwegstreicht, dass also mit andern Worten, weder von einer Verdickung, noch von einer Einstülpung des Ektoderms die Rede sein kann."

Auch meine Untersuchungen leiteten mich zu einer derartigen frühen Anlage zurück, die als deutliche Zellenanhäufung schon auf Stadien sich bemerkbar macht, auf denen die Mesodermstreifen noch erhalten sind; und zwar gliedert sie sich dem linken Mesodermstreifen direct an, sowohl was Lage als auch was Aussehen der Zellen anlangt. Durch diese Thatsache war natürlich die Untersuchung der Herkunft dieser Anlage sehr erschwert, denn damit ist noch nicht ohne weiteres nothwendig ihre Entstehung aus dem Mesoderm, d. h. aus den Urmesodermzellen, gegeben. Die Anlage kann ektodermal sein, sie wäre dann in den Mesodermstreifen eingedrungen und hätte sich diesem vollständig angefügt. Das, was RABL dann mit Mesodermstreifen bezeichnet und aus dem er Mesenchym und Niere ableitet, wäre ein topographischer Begriff von einem Gebilde, das zwischen Ektoderm und Entoderm eine Zeit lang selbständig existirt, jedoch zum Theil von den Urmesodermzellen, zum Theil vom Ektoderm herrührt. Es bliebe also zu untersuchen übrig, woher die von RABL als Mesodermstreifen bezeichneten Gebilde rühren, d. h. ob sie nur aus den Urmesodermzellen entstehen, wie RABL angenommen hat, oder ob noch ein ektodermaler Theil zu den Abkömmlingen der Urmesodermzellen hinzukommt. Wir haben also darauf zu achten, ob das untere (d. i. ventral gelegene) Ende der scheinbar einheitlichen Zellenmasse: Mesodermzellen + Anlage von Niere, Pericard und Herz auf irgend einer Entwicklungsstufe mit dem Ektoderm in Verbindung tritt.

Wir gehen zu diesem Zwecke von den Urmesodermzellen aus, deren Entstehung aus der hintern Makromere D Holmes in einer neuern Untersuchung über die Zellenfolge von *Planorbis* (9) nachgewiesen hat. Die beiden aus der Makromere D herrührenden Urmesodermzellen theilen sich zunächst, und es entstehen 4 Mesodermzellen. Ein solches Stadium ist in Fig. 1, Taf. 28 wiedergegeben. Sie stellt eine Blastula dar, deren Ektoderm das eigenthümliche, durch Stoffwechselvorgänge hervorgerufene Aussehen zeigt, das schon oft bei Mollusken beobachtet wurde. Alle Zellen sind von zahlreichen, durch die Heidenhain-Methode schwarz gefärbten Dotterkörnchen erfüllt, und zwar die des vegetativen Pols sowie die Mesodermzellen (*m*), die auch von einer vegetativen Zelle (Makromere D) herrühren, in erheblich höherm Maasse. Das Plasma der Mesodermzellen hat ein fast schwarzes Aussehen, da es dicht mit den Dotterkörnchen erfüllt ist, während die Kerne von diesen frei sind und sich sehr hell abheben. Das dunkle Aussehen der Mesodermzellen hat Rabl für einen typischen Charakter der Mesodermzellen erklärt. Aus der Blastula entsteht eine Gastrula. Die seitlich gelegenen Entodermzellen nehmen Eiweiss auf und bekommen so die blasige Gestalt der „Eiweisszellen“ (*ei*). Während dieses Vorgangs entstehen durch weitere Theilungen der Mesodermzellen 2 Streifen zu beiden Seiten des Urdarms. An ihrem dorsalen Ende zeichnen sich 2 Zellen durch besondere Grösse aus. In Fig. 2, Taf. 28 sehen wir eine Gastrula schräg frontal geschnitten mit den beiden grossen, dorsal gelegenen Mesodermzellen. Allerdings sind sie nicht genau durch die Mitte getroffen, da es mir vor allem auf das untere Ende des Mesodermstreifens ankam, wo später, wie schon gesagt, die Nieren-Pericard-Herzanlage liegt. Die in der Ausbildung begriffenen Mesodermstreifen (*m*) bestehen aus etwa 8 Zellen und ziehen von den 2 grossen dorsalen Zellen zu beiden Seiten des Urdarms ventralwärts. An der untersten Stelle sehen wir nun links vom Beschauer aus eine Lücke im Ektoderm (*e*) und zum Theil noch darin steckend eine Zelle (siehe Fig. 2 bei †), die sich in das Innere der Furchungshöhle begiebt und sich dem einen Mesodermstreifen anschliesst. Die Lücke im Ektoderm kann nicht durch Zerreissen entstanden sein, denn abgesehen davon, dass sie sich auf der Serie genau verfolgen lässt, geht dies aus der sehr regelmässigen Form ihrer Ränder hervor. Sonderbarer Weise ist die aus dem Ektoderm anscheinend austretende Zelle, wie die Mesodermzellen, vollkommen schwarz, während die Ektodermzellen bedeutend heller erscheinen. Nur an der entsprechenden Stelle der gegenüber

liegenden Seite, wo das untere Ende des Mesodermstreifens der andern Seite an das Ektoderm anstösst, finden sich im Ektoderm einige Zellen, die den Mesodermzellen durch grössern Reichthum an schwarzen Körnchen ähnlicher sehen als die andern Ektodermelemente, sie stellen möglicher Weise die Vorstadien auswandernder Zellen dar. Dieses Präparat ist das einzige, wobei ich ein solches Austreten von Zellen aus dem Ektoderm gesehen habe. Auf Fig. 3, Taf. 28 ist ein Schnitt durch das untere Ende des sogenannten Mesodermstreifens, das also ektodermaler Natur sein kann, wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, auf einem etwas ältern Stadium dargestellt. Hier ist kein Zusammenhang mit dem Ektoderm zu sehen. Ein noch etwas älteres Stadium stellt Fig. 4, Taf. 28 dar. Es unterscheidet sich von dem in Fig. 3 nur durch die kleiner gewordenen Zellen, die später die gemeinsame Anlage Niere-Pericard-Herz bilden. Auf ältern Stadien löst sich jetzt der Mesodermstreifen in die einzelnen Zellen auf und bildet das Mesenchym des Körpers. Nur an den untern Enden der beiden Mesodermstreifen bleiben symmetrisch zu beiden Seiten des Enddarms zwei Zellenanhäufungen übrig, von denen die linke zu Niere, Pericard und Herz wird. Die rechte Anhäufung bleibt noch einige Zeit erhalten und löst sich später zu Mesenchym auf. Taf. 28, Fig. 5 stellt die Hälfte eines Schnitts dar durch ein Stadium der Entwicklung, wo der Mesodermstreifen (*m*) in der Auflösung begriffen ist. Die andere Hälfte des Schnitts ist nicht gezeichnet, weil die Schnittrichtung nicht genau frontal war und dadurch die andere Zellenanhäufung nicht auf demselben Schnitt zu sehen ist. Auf Taf. 28, Fig. 6 sieht man wieder auf einem ältern Stadium die beiden Zellenanhäufungen (*nph*) zu beiden Seiten des Enddarms. Ihr Körnchenreichthum nimmt immer mehr ab, wenn er auch immer noch den des Ektoderms übertrifft. Ein noch weiter fortgeschrittenes Stadium zeigt Taf. 28, Fig. 7. Auffallender Weise scheint nun dieser Zellencomplex auf gewissen Stadien seiner Weiterentwicklung einen innigen Zusammenhang mit der äussern Ektodermschicht aufzuweisen. Ich betrachte von jetzt an nur noch die linke Anhäufung von Zellen, die zu Niere, Pericard und Herz wird, während die rechte sich allmählich auflöst. Die Figg. 8—10 auf Taf. 28 stellen auf verschieden alten Stadien den Vorgang dar, wie die Nieren-Pericard-Herzanlage (*nph*) periodisch mit dem Ektoderm in engere Beziehung tritt, und zwar finden wir auf allen drei Figuren je eine Zelle, die wir mit Sicherheit weder dem Ektoderm noch der Nieren-Pericard-Herzanlage zurechnen können. Es tritt allem Anschein nach ein Zuwachs der Zellen der Nieren-Pericard-Herzanlage durch

Ektodermzellen ein. Fig. 8 entspricht etwa dem Stadium von Fig. 6, Fig. 9 dem von Fig. 7, während Fig. 10 einem ältern Embryo als Fig. 7 entnommen ist.

Wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, ist es mir nicht möglich, sicher zu entscheiden, ob die Nieren-Pericard-Herzanlage aus dem Ektoderm oder aus der Zelle D herstammt. Für eine Entstehung aus dem Ektoderm sprechen Bilder, die einen sehr engen Zusammenschluss der Nieren-Pericard-Herzanlage mit dem Ektoderm zeigen, so dass eine Grenze zwischen beiden nicht zu ziehen ist. Dagegen spricht das Aussehen der Zellen der Nieren-Pericard-Herzanlage, die überall den Mesodermzellen aufs genaueste gleichen, für eine Verwandtschaft mit letztern.

Nun ist der bis jetzt runde Embryo in der Entwicklung so weit fortgeschritten, dass er anfängt sich in die Länge zu strecken. Der Fuss beginnt sich durch eine leichte Einbuchtung vom Eingeweidesack zu trennen, die Schalendrüse hat ihre grösste Ausdehnung erreicht, die Radulatasche ist deutlich zu erkennen (Textfig. A). Links vom Enddarm, der ventralen Fläche des Embryos genähert, dicht dem Ektoderm anliegend (auf der Textfig. A dem Beschauer zugekehrt), liegt der Zellencomplex, der die gemeinsame Anlage der bei den Mollusken immer in engstem Zusammenhang auftretenden Organe: Niere, Pericard und Herz darstellt. Es ist die von Rabl auf einem etwas ältern Stadium mit *R* bezeichnete Zellenanhäufung tab. 37, fig. 15—18. Bei Anlage auf Querschnitten liegt beinahe symmetrisch Mediane nach rechts biegt. sieht man, wie der Enddarm

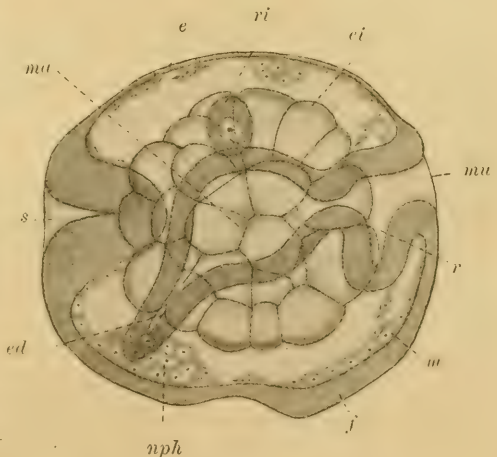


Fig. A. *Planorbis*-Embryo mit gemeinsamer Primitivanlage von Niere, Pericard und Herz (nach einem Totalpräparat gezeichnet). *e* Ektoderm, *ed* Enddarm, *ei* Eiweisszellen, *f* Fuss, *m* Mesoderm, *ma* Magen, *mu* Mund, *nph* Nieren-Pericard-Herzanlage, *r* Radulatasche, *ri* Riesenzelle der Urniere, *s* Schalendrüse. 390 : 1.

auf tab. 34, fig. 25a (Totalbild) und den letzten Abbildungen ist die gesammte durch einen Embryo wiedergegeben. Sie zum Enddarm, der sich etwas aus der Auch auf meinen Figg. 6 und 7, Taf. 28, nach rechts aus der Mittellinie biegt. In

die Augen fallend ist die eigenthümliche Structur der Zellen des eben besprochenen Complexes, die diesen scharf von allem umliegenden Gewebe unterscheidet. Die Zellen sind nämlich immer noch verhältnissmässig dicht mit schwarzen Körnchen erfüllt (Taf. 28, Fig. 11 *nph*) und enthalten grosse, blasige Kerne mit je einem grossen, dunkeln Nucleolus. Auch das Ektoderm enthält die schwarzen Körnchen, aber nicht in dieser Masse wie die Nieren-Pericard-Herzanlage, was überall auf den Figuren zu sehen ist. Am Ende dieser Entwicklungsperiode stellt also die ganze Anlage, wie wir gesehen haben, einen unregelmässigen Zellenhaufen dar, der jetzt nirgends mehr mit dem Ektoderm in Verbindung steht, wenn er ihm auch vollkommen dicht anliegt.

Zum Schlusse dieses Abschnitts sei eine kurze Darstellung der Entstehung des Mesoderms und der in Frage kommenden Organe bei *Paludina* und *Limax* gegeben. Ich beginne mit der als Prosobranchier von *Planorbis* weiter abstehenden *Paludina*. Die Ansicht v. Erlanger's über die Anlage des Mesoderms bei diesem Prosobranchier als zwei Cölomsäcke wird sich nicht aufrecht erhalten lassen und kann unberücksichtigt gelassen werden. Nach Tönniges entsteht dagegen bei *Paludina* das Mesoderm durch Auswanderung von Zellen aus der äussern Körperwand kurz nach Ausbildung der Gastrula an einer beschränkten, ventralen Stelle, die der Verschlusstelle des Blastoporus entspricht. Die ausgewanderten Zellen bilden eine ventral gelegene Mesodermschicht, die sich im Verlauf der Entwicklung zu Mesenchym auflöst. Verf. sucht diese abweichende Art der Mesodermbildung mit der gewöhnlichen durch Urmesodermzellen zu vergleichen und kommt zu dem Resultat, dass bei *Paludina* diejenigen Zellen, die das Mesoderm zu liefern haben (Urmesodermzellen) an der Stelle zwischen Ektoderm und Entoderm, wo sonst die Urmesodermzellen entstehen, im Verband der Zellen liegen bleiben. Sie rücken nicht in das Innere der Furchungshöhle und kommen so nach dem Schluss des Blastoporus in die äussere Körperwand zu liegen. Von grösserm Interesse für uns ist die Entstehung von Niere, Pericard und Herz bei *Paludina*. Hierbei stimmt Tönniges mit v. Erlanger im Wesentlichen überein. Es soll sich nämlich das Pericard aus dem Mesoderm als paariges Bläschen anlegen. Durch Verschmelzung der beiden Bläschen entsteht ein einheitlicher Pericardraum, an dessen dorsaler Wand das Herz aus einer Einfaltung hervorgeht. v. Erlanger hat dann weiter noch festgestellt, dass sich die Niere paarig als zwei ventrale Ein-

stülpungen der Pericardwand anlegt, wovon jedoch nur die eine zur definitiven Niere wird.

Nach einer noch nicht veröffentlichten Arbeit von Tönniges u. Otto über *Paludina* wird nun weiter klargelegt werden, dass sich die beiden Pericardbläschen nicht aus den vorhandenen Mesodermzellen bilden, sondern dass eine zweite Auswanderung vom äussern Blatt an zwei Stellen stattfindet, die auch etwa der Verschlusstelle des Blastoporus entsprechen. Diese beiden Zellenhaufen liefern Pericard, Herz und Niere.

Ich habe dieses Resultat vorweg genommen, weil es für die Beurtheilung meiner Untersuchungen von grosser Wichtigkeit ist.

Hieran sei die Untersuchung von Meisenheimer an *Limax* angeschlossen, soweit sie unsern Gegenstand berührt. Es bilden sich bei *Limax* in sehr jungen Entwicklungsstadien aus zwei Urmesodermzellen, die der Makromere D entstammen, zwei typische Mesodermstreifen. Diese Mesodermstreifen lösen sich in der Folge vollständig auf. Auf einem viel ältern Stadium legen sich dann die Organe: Niere, Herz und Pericard als eine rein ektodermale Wucherung an. Diese ist also nicht aus Resten des einen Mesodermstreifens hervorgegangen, liegt aber an einer Stelle, die dem hintersten Theil des rechten Mesodermstreifens entspricht. Sie schiebt sich also gewissermaassen in den Mesodermstreifen hinein, der sich allerdings schon aufgelöst hat. Die gemeinsame Primitivanlage sondert sich früh in zwei Theile, von denen der eine zur Niere, der andere zu Herz und Pericard sich heranbildet. Von den beiden letzten Organen bildet sich zuerst das Herzlumen mit einer Wand, die aus Herzwand + Pericardwand besteht. Durch Auseinanderweichen dieser beiden entsteht der Pericardhohlraum.

b) Weiterbildung der gemeinsamen Anlage von Niere, Pericard und Herz.

Die gemeinsame Anlage von Niere, Pericard und Herz, von der wir ausgegangen sind, grenzt sich in der Folge immer schärfer gegen die Mesenchymzellen (*mch*) ab, mit denen sie bisher in enger Berührung stand, während diese selbst sich gleichmässig in der primären Leibeshöhle des Embryos vertheilen. Dabei behält unsere Anlage noch längere Zeit ihr bisheriges Aussehen bei, d. h. ihre Zellen sind noch reichlich von dunklen Körnchen erfüllt, und erst allmählich ändert sich dieses, indem die schwarzen Körnchen an Zahl immer mehr abnehmen. Die Zellen an sich werden kleiner, ihre Kerne dunkler und

geringer an Grösse, und sie nähern sich so im Aussehen mehr den Ektoderm- und kleinen Entodermzellen, die dorsal und ventral in der Medianlinie den Darm begrenzen.

Während sich die Structur der Zellen dieser Anlage allmählich ändert, hat sich auch in der äussern Gestalt, die ursprünglich einen ziemlich unregelmässigen, mehr oder minder abgerundeten Zellenhaufen darstellte, eine Aenderung vollzogen. Wir können nämlich bald deutlich zwei Theile unterscheiden, einen compactern, der dem Ektoderm dicht anliegt, und einen ihn umfassenden, der mit seiner grössern Masse nach dem Vorderende des Embryos zu gewendet ist, aus lockerer gefügten Elementen besteht und nicht vollständig scharf vom Mesenchym abzugrenzen ist.

Betrachten wir darauf hin Fig. 12, Taf. 28. Der erste, dem Ektoderm anliegende Theil (*nb*) enthält die grössern Zellen, die noch vollständig den Charakter der körnchenreichen Zellen der ursprünglichen Anlage bewahrt haben. Der zweite Theil (*ph*) enthält kleinere Zellen, die durch raschere Vermehrung entstanden sind und die schon bedeutend weniger der schwarzen Körnchen enthalten.

Die Zellen des ersten Theils ordnen sich epithelial an zu der Form eines Bläschens, zunächst ohne Lumen, wenn ich es dann so nennen darf (Taf. 28, Fig. 13), und dieses stellt die erste Anlage der definitiven Niere dar. Der übrige Theil des Zellencomplexes giebt dagegen das Material her für Pericard und Herz.

Um die Lage unseres Organs genau zu präcisiren, habe ich immer das Ektoderm einerseits und die Eiweisszellen andrerseits, soweit es möglich war, mit in die Figuren eingezeichnet. Die Grösse der Embryonen von gleicher Altersstufe ist individuell verschieden; besonders häufig findet man, dass das Ektoderm von den Eiweisszellen sehr weit entfernt ist, also die Leibeshöhle von der in ihr vorhandenen Flüssigkeit sehr aufgetrieben erscheint. Das ist beispielsweise in dem Präparat der Taf. 28, Fig. 11 der Fall, und deshalb sind hier die Eiweisszellen des Darms, der Raumersparniss halber, weggelassen. Sonst habe ich überall den Darm mit eingezeichnet bis auf einige Figuren, bei denen es nicht nothwendig war.

Wir wollen jetzt wieder zu der geschilderten Anlage zurückkehren. Wir haben gesehen, dass sie sich in zwei Theile gesondert hat (Fig. 12), in die Anlage der Niere und die Anlage von Pericard und Herz. Nach dieser Sonderung tritt dann eine Grössenzunahme der Anlage ein, indem sich gleichzeitig beide Theile immer schärfer von einander absetzen, wie es die Figg. 13 und 14 auf Taf. 28 zeigen. Damit fängt

auch die gesammte Zellenanhäufung an in die Länge zu wachsen, und zwar nach der rechten Dorsalseite. Dieses Längenwachsthum erfolgt so, dass die Niere mit ihrem untern Ende dem Ektoderm anliegen bleibt, während das andere Ende das Material für Pericard und Herz vor sich her schiebt. Da die Anlage der Niere Anfangs ventral auf der linken Seite liegt, so wächst der Complex schräg durch den Körper vollständig frei in die Leibeshöhle, fast in gerader Richtung hinein, wobei die Pericard-Herzanlage sich an den Eiweisszellen entlang schiebt.

Die Figg. 11—16, Taf. 28, sind Längsschnitten durch das ganze Thier entnommen, die Niere ist also hier, nach dem Gesagten, immer schräg quer getroffen.

Genau dieselben Verhältnisse, wie wir sie in diesem Abschnitt für *Planorbis* kennen gelernt haben, finden wir auch bei *Limax* nach Meisenheimer. Beide Formen weichen hier in nichts von einander ab.

Der grössern Uebersichtlichkeit halber werden wir jetzt die Entwicklung der Niere von der des Herzens mit Pericard gesondert betrachten.

II. Ausbildung der Organe.

a) Ausbildung der definitiven Niere.

Die definitive Niere legt sich, wie wir sahen, als ein Bläschen ohne Lumen an. Während sich nun die gesammte Nierenanlage in die Länge streckt, wird aus dem Bläschen naturgemäss ein Schlauch, der auch noch längere Zeit ohne Lumen und hinten und vorn vollständig geschlossen ist. Im Anfang des Längenwachsthums bildet sich vom Ektoderm aus, da, wo ihm das eine Ende der Niere anliegt, eine kurze Einstülpung (Taf. 28, Fig. 15 *an*), die Anlage des äussersten Theils des Nierenausführgangs. Erst wenn die Niere schon eine beträchtliche Länge erreicht hat, so dass sie fast die ganze Leibeshöhle schräg durchzieht, der Pericard-Herzcomplex also beinahe die dorsale Körperdecke berührt, beginnt sie durch Auseinanderweichen ihrer schon epithelial angeordneten Zellen sich auszuhöhlen. Diese Aushöhlung beginnt in der Mitte des Nierenschlauchs und schreitet nach aussen und innen, d. h. nach der oben erwähnten ektodermalen Einstülpung und nach der Pericard-Herzanlage, fort. Sowie die Aushöhlung die untere Spitze des Nierenschlauchs erreicht, bricht von aussen die Einstülpung durch, so dass also die Niere jetzt nach aussen mündet. Diesen Process stellt Fig. 26, Taf. 29, dar. Am untern Ende des Nierenschlauchs sind die Zellen eben im Centrum aus einander ge-

wichen, der kleine Spalt ist nur auf diesem einen Schnitt der Serie zu sehen, auf dem vorhergehenden und nachfolgenden schliessen die Zellen noch dicht an einander. Zu gleicher Zeit haben sich die Zellen der ektodermalen Einstülpung (*an*) denen der Niere direct angeschlossen, so dass sie continuirlich in einander übergehen und der Hohlraum der äussern Einstülpung sich mit der centralen Höhlung des Nierenschlauchs zu vereinigen beginnt. Sehr deutlich erkennt man auf diesem Schnitt, wie auf allen derartigen, die scharfe Grenze zwischen den Zellen des Nierenschlauchs und denjenigen der ektodermalen Einstülpung. Die Nierenzellen erscheinen dunkler, ihre Kerne etwas heller im Verhältniss zu den Ektodermzellen und -kernen. Ueberhaupt ist die Niere, was wohl durch ihre excretorische Function bedingt ist, stets dunkler, gelblicher durch das Eisenhämatoxylin gefärbt als der Darm und die äussere Körperschicht, die bläulich erscheinen. Auch sehen wir in der Niere immer noch ziemliche Mengen der schwarzen Körnchen auftreten.

Pericard und Herz haben sich mittlerweile ausgebildet; ihre Entwicklung wird im nächsten Abschnitt besprochen werden. Ihr Bildungsmaterial hat sich von Anfang an immer am obern, freien Ende des in den Körper hineinwachsenden Nierenschlauchs befunden und ist schliesslich am dorsalen Ektoderm angelangt. Der Nierenschlauch zieht also ziemlich gerade schräg durch den Körper. Seine beiden Enden an der ventralen Körperdecke und am Pericard-Herzcomplex sind somit festgelegt, und da der Nierenschlauch jetzt noch weiter wächst, so muss er sich nothgedrungen krümmen, und dies geschieht, indem er sich über das Pericard wegschiebt und so allmählich eine Schlinge am Pericard bildet, wie sie schon RABL richtig beschrieben hat (tab. 35, fig. 33 u. 34).

Inzwischen ist die Aushöhlung des Nierenschlauchs, die, wie gesagt, von der Mitte etwa ausging, auch bis zum obern, innern Ende, das an das Pericard anstösst, vorgeschritten. Die Zellen, die hier, wenn auch epithelial angeordnet, doch noch kein Lumen umschlossen, wie Fig. 27, Taf. 29, beweist, weichen aus einander, indem sich gleichzeitig eine grosse Wimperflamme von feinen Cilien ausbildet, vielleicht im Zusammenhang mit den grossen Endzellen, von denen zwei auf Taf. 29, Fig. 25 und 27 zu erkennen sind. Diese Wimperflamme (*w*) schlägt vom Pericard nach aussen und leitet die Excretionsstoffe in den Nierenausführgang, fertig ausgebildet zeigen sie Fig. 25, Taf. 29, und Fig. 37, Taf. 30; jedoch ist sie viel länger, als sie hier erscheint, da die Niere am Pericard eine Schlinge bildet

und sich aus der Ebene des Schnitts herausbiegt, wodurch sie nothwendig durchschnitten worden ist. Einen Querschnitt durch die Wimperflamme zeigt Fig. 28, Taf. 30 (*w*).

Die Niere stellt sich bis jetzt dar als ein einfacher Schlauch mit einer Schlinge, der nach aussen und nach dem Pericard offen ist und an seiner innern Oeffnung, dem Nephrostoma (*ne*), eine Wimperflamme trägt. Diese Gestalt der Niere bleibt nun nicht bestehen, sondern es tritt noch eine Differenzirung auf, nämlich der Nierensack. Er entsteht auf folgende Weise. An der Stelle, wo der Nierenschlauch die Schlinge bildet, also hart am Pericard, vergrössert sich das Lumen des Schlauchs, wie wir es in Fig. 28, Taf. 30, sehen. Zugleich nehmen hier die Zellen eine blasige Beschaffenheit an durch das Auftreten zahlreicher Excretvacuolen (Taf. 30, Fig. 28 u. 37). Diese Erweiterung des Nierenhohlraums (*ns*) schreitet immer weiter vor und führt zur Ausbildung eines ziemlich grossen Sackes, der zum eigentlichen excretorischen Theil der Niere sich heranbildet. Mit der weitern Ausbildung sondert er sich mehr und mehr vom ausführenden Abschnitt, indem seine anfänglich glatte Wandung sich in tiefe Falten zu legen beginnt, in die von aussen Bindegewebe zur Stütze eindringt. Taf. 30, Fig. 29—31 stellen drei auf einander folgende Stadien der Ausbildung des Nierensacks dar, Fig. 29 noch ohne Falten, Fig. 30 mit beginnender Faltenbildung, Fig. 31 mit tief gefalteter Wand.

An der fertig ausgebildeten Niere können wir schliesslich eine Reihe verschiedener Abschnitte unterscheiden. Wenn wir am Pericard beginnen, tritt uns zuerst das Nephrostoma mit der Wimperflamme entgegen, die die Excretionsproducte nach aussen leitet. Das Nephrostoma führt in den innern Theil des Nierencanals. Dieser macht eine Schlinge direct am Pericard, an die sich der excretorische Nierensack anschliesst, der folglich dem Pericard auch dicht anliegt. Er besitzt cubisches Epithel mit vacuolenreichen Zellen, das in tiefe Falten gelegt ist. Von der Oeffnung des Nierensacks aus führt ein einfacher Schlauch nach der Körperwand zu, dem sich am äussersten Ende ein kurzer, durch Einstülpung vom Ektoderm entstandener Abschnitt anfügt, der die äussere Nierenöffnung darstellt.

Mit der Verschiebung des Eingeweidesacks und der Ausbildung der Mantelhöhle rückt die äussere Nierenöffnung in diese und mit ihr nach vorn. Auf ältern Stadien ist demnach auch der Ausführgang nicht mehr gerade, sondern in mehrere Windungen gelegt.

Auch nach RABL entsteht bei *Planorbis* die Niere aus einer Zellengruppe, die ventral, links vom Enddarm, gelegen ist. „Diese Anlage streckt sich alsbald in die Länge, höhlt sich aus und tritt mit der Haut in Verbindung. Sie bildet dann einen lang gestreckten Schlauch, der am Hinterende des Körpers, links vom Enddarm nach aussen mündet.“ „Das eine Ende des Schlauchs biegt in der Nähe des Herzens schlingenförmig um, wendet sich gegen den Herzbeutel und tritt, wie es scheint, mit der Höhle desselben in offene Communication. In diesem Abschnitt treten alsbald Flimmerhaare auf, die sich in der Richtung vom Herzbeutel gegen den secernirenden Abschnitt der Niere bewegen.“ Daraus ist ersichtlich, dass meine Befunde mit denen RABL's, was die Entwicklung der Niere anlangt, vollständig übereinstimmen.

Bei *Limax* sondert sich aus der gemeinsamen Primitivanlage, genau wie bei *Planorbis*, ein Theil, der zur Niere, und einer, der zu Herz und Pericard sich entwickelt. Schon sehr früh, wenn die Niere noch bläschenförmig ist, bildet sich eine ektodermale Einstülpung nach diesem hin und drängt die ganze Herz-Nierenanlage ins Innere. Der Pericardnierengang entsteht, indem vom Nierencanal sich ein Zapfen gegen die Herzwandung hin vorschiebt. Zuletzt sendet die Niere noch einen Ast nach der ektodermalen Einstülpung und stellt im Verein mit dieser den primären Nierenausführgang vor. Dieser Ausführgang führt in eine Rinne der Mantelhöhle, die sich schliesst und zum secundären Harnleiter wird. Der eigentliche Nierensack bildet in seinem Innern Falten und nimmt so seine endgültige Gestalt an.

Wir sehen somit, dass bei *Limax* die Niere sich, abgesehen von Abweichungen secundärer Natur, genau so bildet wie bei *Planorbis*. Auch hier ist die Niere anfänglich ein Bläschen ohne Lumen. Die ektodermale Einstülpung wird im Gegensatz zu *Planorbis* sehr lang und bildet in der Hauptsache den primären Ureter. Bei *Planorbis* ist die ektodermale Einstülpung sehr kurz, und während hier das anfängliche Nierenbläschen den eigentlichen Nierensack und den weitaus grössten Theil des Ausführgangs liefert, bildet sich bei *Limax* fast das ganze Bläschen zum Nierensack um. Im Uebrigen ist die Ausbildung bei beiden Pulmonaten ganz analog, mit der einzigen Ausnahme, dass bei *Planorbis* die Bildung eines secundären Ureters unterbleibt.

Wesentlich anders verläuft der Process der Nierenbildung in den Anfangsstadien bei *Paludina*, indem hier zum Unterschied von *Limax* und *Planorbis* sich nicht das Nierenmaterial schon anfänglich in einer

gemeinsamen Primitivanlage von dem Material für Pericard und Herz sondert. Wie in dem ersten Abschnitt schon erwähnt wurde, bildet sich zuerst das Pericard, und aus diesem erst entsteht secundär die Niere als paarige Einstülpung an der ventralen Wand. Da *Paludina* rechts gewunden ist, bildet sich nur die linke der Einstülpungen zur definitiven Niere aus. Diese tritt dann mit dem Pericard in Communication und sendet einen Ast einer von der Mantelhöhle ausgehenden Einstülpung entgegen, um so den Ausführgang zu bilden.

b) Ausbildung von Pericard und Herz.

Wie ich schon erwähnte, haben sich in der Zeit, in welcher sich die Niere ausbildet, auch Pericard und Herz von dieser und von einander aus der gemeinsamen Anlage getrennt und differenzirt.

Wir haben gesehen, dass schon auf einem sehr frühen Stadium sich das Pericard-Herzmaterial von dem Nierenmaterial sondert und sich anfänglich durch etwas raschere Zellenvermehrung auszeichnet. Wir gehen nun zum Theil wieder genau auf dieselben Figuren zurück, die wir schon für die Entwicklung der Niere benutzt haben. In Fig. 12, Taf. 28, sehen wir der schon bläschenartig ausgebildeten Niere die Zellen aufliegen, die in ihrer grössern Masse nach dem Vorderende des Embryos hin gelegen sind und die zu Pericard und Herz werden. In der nächsten Figur (Fig. 13) hat sich das Zellenmaterial nur vermehrt und von dem Nierenbläschen noch deutlicher getrennt.

Wir werden nun am besten thun, uns die Entwicklung des Pericards und Herzens an einigen Schemata, die ich entworfen habe, klar zu machen und damit die Schnitte zu vergleichen. Voraus bemerken möchte ich ausdrücklich, dass ich die Schemata nicht etwa nach Totalpräparaten angefertigt habe, sondern nach den Schnittserien reconstruirt und frei aufgezeichnet habe. Ob die Form der Organe in den Schemata genau stimmt, darauf habe ich keinen Werth gelegt, das ist auch unmöglich zu bestimmen, ich wollte nur den Process im Grossen und Ganzen damit klar machen. Um diese Processe an Totalpräparaten zu verfolgen, dazu sind die Organe zu klein und zu wenig gegen das Mesenchym abgegrenzt. Man sieht nur einen unregelmässigen Zellenhaufen.

Ich glaube, die Herzentwicklung in den Grundzügen richtig erkannt zu haben, denn diese Untersuchung war zweifellos der schwierigste Punkt meiner Untersuchung, da ich Anfangs das Organ gegen das Mesenchym kaum abzugrenzen vermochte. Die grosse Schwierigkeit bei *Planorbis* liegt eben in der geringen Compactheit des Pericard-

Herzcomplexes. Auf vielen Präparaten war es mir überhaupt nicht möglich, die Form des Organcomplexes näher zu bestimmen, jeden Falls wegen der ungünstigen Schnittrichtung, obwohl ich die Zellenmasse, aus der das Herz hervorgeht, an sich immer erkennen konnte.

Die Schnittrichtung war aus dem oben angeführten Grunde der geringen Compactheit des Organs schwierig genau zu bestimmen, und es ist mir nicht für alle Entwicklungsstadien gelungen, genaue Quer- oder Längsschnitte herzustellen.

Oft konnte ich allein dadurch bestimmen, was Pericardhohlraum und was Herzlumen vorstellte, dass der Herzinhalt wie der der Leibeshöhle, also die Blutflüssigkeit, etwas gelblich gefärbt war, während der Pericardhohlraum ganz ungefärbt erschien. Durch diesen Umstand war es auch oft allein möglich, eine Begrenzung des Pericards zu erkennen, da dessen Wände an manchen Stellen ausserordentlich dünn erschienen. Und doch war es gerade für das richtige Verständniss der Anfangsstadien äusserst wichtig, festzustellen, ob das zuerst auftretende Lumen ein geschlossenes Bläschen (Pericard) oder ein mit der Leibeshöhle communicirender Hohlraum (Herzlumen) war.

Ich will nun nach diesen einleitenden Betrachtungen die Pericard- und Herzentwicklung an der Hand der Schemata klar machen. Wie schon einige Mal erwähnt wurde, liegt das Pericard-Herzmaterial dem Nierenbläschen und später dem Nierenschlauch als eine Zellenmasse auf. Wenn wir also gerade von oben auf den ganzen Organcomplex blicken, werden wir nur Pericard und Herz sehen, wenigstens anfänglich. Das ist auch von Wichtigkeit für die Schnitte, wie wir später sehen werden, denn genaue Längsschnitte durch die Mitte des Herzens und zugleich Querschnitte zur ganzen Nieren-Herzanlage treffen die Niere überhaupt nicht. Diese Ansicht von oben habe ich nun für die Schemata als die günstigste ausgewählt.

Stadium I. In dem der Niere aufsitzenden Zellenmaterial treten frühzeitig, wenn die Niere gerade anfängt sich in die Länge zu strecken, hinter einander, nahezu in der Längsrichtung des Embryos, zwei Vertiefungen auf, wie ich in Textfig. B anzudeuten versucht habe. In Fig. 32, Taf. 30, haben wir einen Längsschnitt durch dieses Stadium, und zwar ist dies der zweit oberste Schnitt der Serie von Schnitten durch die Organanlage. Von ihm aus nach rückwärts werden die beiden Einbuchtungen immer kleiner, bis sie ganz verschwinden und schliesslich Querschnitte durch die Niere auftreten; nach vorn hin ist nur noch ein sehr kleiner Rest der Anlage vorhanden. Diese beiden Vertiefungen sind nichts anderes als die erste Anlage des Herzlumens,

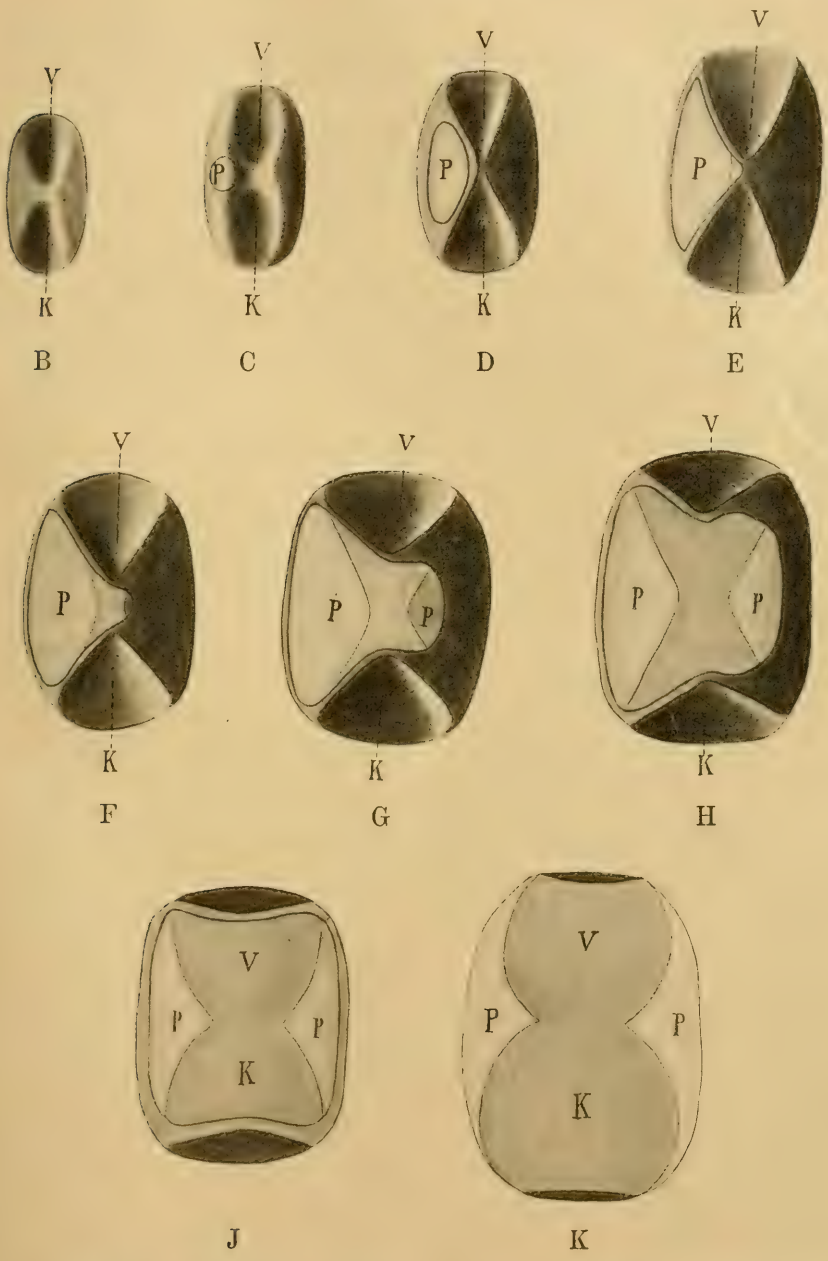


Fig. B—K. Entwicklung von Herz und Pericard (schematisch). Erklärung im Text. *K* Kammer, *P* Pericard, *V* Vorhof.

und zwar können wir schon hier feststellen, was zu Kammer und was zu Vorhof wird. Um es vorweg zu nehmen: die nach dem Hinterende des Embryos, also auf Fig. 32 von den Eiweisszellen weg gerichtete Einbuchtung wird zum Vorhof des Herzens (*hv*), die nach diesen hin gerichtete zur Herzkammer (*hk*). Die Zellenbrücke, die Vorhof und Kammer trennt, deutet schon das Septum zwischen beiden an.

Stadium II. In Textfig. C haben sich die beiden seitlichen Wände der Vertiefungen als Falten oder Lappen in die Höhe gehoben, und zwar am meisten in der Mitte. Zugleich hat sich in der einen Falte ein Bläschen gebildet, die Anlage des Pericardhohlraums. Dieses kann auch zuweilen schon etwas früher auftreten, wenn die beiden Einbuchtungen noch im Begriff sind sich auszubilden, wie es in Fig. 14, Taf. 28, auf einem Querschnitt durch die Herzanlage, zu sehen ist (*p*), wo das Pericard-Herzmaterial noch einen einfachen Zellenhaufen darstellt. Das Pericardlumen fängt hier gerade an sich zu bilden. Einen genauen, der Textfig. C entsprechenden Längsschnitt stellt Fig. 33, Taf. 30, dar. Er ist ziemlich tief durch die Pericard-Herzanlage geführt, so dass Vorhof- und Kammerlumen gerade angeschnitten sind. Auf den nächsten Schnitten werden diese Kammer und Vorhof entsprechenden Einbuchtungen immer tiefer und nähern sich immer mehr, um sich schliesslich zu vereinigen. Dadurch entstehen zwei getrennte Zellenhaufen, die Durchschnitte der frei in die Leibeshöhle ragenden seitlichen Lappen. Der Schnitt von Fig. 33 führt weiter gerade mitten durch das Lumen des Pericardialbläschens, während die benachbarten Schnitte dieses nur anschneiden oder überhaupt nicht mehr treffen. Durch Vergleich mit Textfig. C können wir uns die Verhältnisse klar machen. Was die Lage des Pericardialbläschens anlangt, so tritt es immer in der Seitenwand des Herzlumens auf, die den Eiweisszellen anliegt, nie in der entgegengesetzten (vergleiche Taf. 28, Fig. 14—16, und Taf. 30, Fig. 33—35). Einen etwas ältern, schrägen Querschnitt zeigt Fig. 15. Taf. 28. Das Pericardialbläschen (*p*) ist grösser geworden, die Kammereinbuchtung ist angedeutet, die Vorhofeinstülpung nicht getroffen. In Fig. 34, Taf. 30, endlich haben wir einen Längsschnitt durch das Herz, etwa von derselben Entwicklungsstufe, wie sie in Fig. 15, Taf. 28, im Querschnitt dargestellt wurde. Dieser Längsschnitt ist aber nicht genau quer zur gesammten Herz-Nierenanlage, sonst wäre die Niere nicht getroffen. Deutlich sehen wir hier das Pericardialbläschen (*p*) nach den Eiweiss-

zellen zu liegen und die zu Vorhof und Kammer sich umwandelnden Einbuchtungen (*hv* und *hk*).

Zu dem Längsschnitt von Fig. 33, Taf. 30, ist schliesslich für dieses Stadium noch zu bemerken, dass sich die Längsaxe des Herzens gedreht hat; während sie nämlich in Fig. 32, Taf. 30, nahezu parallel der Längsaxe des Thieres war, bildet sie jetzt mit dieser einen Winkel von etwa 45°. Diese Drehung setzt sich auf den spätern Entwicklungsstadien noch weiter fort, wie wir noch sehen werden.

Stadium III. In Textfig. D haben sich die seitlichen Lappen nach oben zusammengebogen, besonders in der Mitte, gleichzeitig hat sich das Pericardbläschen vergrössert. Einen Längsschnitt durch die Mitte des jetzt schon als Herzlumen mit Vorhof und Kammer und engem Verbindungscanal erkennbaren Gebildes zeigt Fig. 35, Taf. 30. In das Herzlumen sind hier in dieser Figur Mesenchymzellen eingedrungen, so dass die Verhältnisse nicht so ganz klar vor Augen liegen. Das den Eiweisszellen des Darms anliegende Bläschen ist das Pericard. Von ihm getrennt sehen wir einen soliden Zellenhaufen an den kleinen Darmzellen anliegen. Dieser stellt die Begrenzung des Herzlumens auf der Seite dar, wo noch kein Pericard sich gebildet hat. Der Pericardhohlraum befindet sich noch allein auf der den Eiweisszellen zugekehrten Seite des Herzlumens und ist noch nicht auf die andere Seite hinüber gedrungen. Zwischen dem Pericardbläschen (*p*) und dem soliden Zellenhaufen liegt das Herz, längs getroffen, mit Vorhof und Kammer. Dass die Längsaxe des Herzens so kurz erscheint, ist leicht erklärlich, wenn wir bedenken, dass Fig. 35 einen Schnitt durch Textfig. D darstellt, der parallel zur Zeichenebene ziemlich hoch geführt sein muss, sonst wäre der Verbindungscanal von Vorhof und Kammer nicht getroffen. Fig. 16, Taf. 28, stellt noch einen schrägen Querschnitt durch dasselbe Stadium dar.

Stadium IV. Auf Textfig. E beginnen die sich zusammenneigenden Lappen dorsal zu verschmelzen, und alsbald greift das Pericardbläschen von oben her nach der andern Seite über. Und alle weitern Stadien sind nichts anderes als eine einfache Weiterbildung der begonnenen Processe, bestehend in einer dorsalen Verschmelzung der seitlichen Lappen und einem allmählichen Vordringen und Umwachsen des Pericards. Das Herz wird so gewissermaassen aus der gemeinsamen Masse der Pericard- und Herzzellen herausgeschält. Am längsten bleibt die Verbindung von Herzwand mit Pericardwand nach dem Nierenschlauch zu erhalten.

Stadium V. Auf Textfig. F ist das Pericardlumen eben von der Seite, wo die Eiweisszellen liegen, nach der andern Seite des Herzens vorgeschritten, dadurch dass sich der Herzraum dorsal in der Mitte etwas mehr geschlossen hat gegen Textfig. E. Es ist jetzt das Herz auf der einen Seite und dorsal in der Mitte vom Pericard getrennt.

Stadium VI. In Textfig. G hat sich der Herzschlauch dorsal von der Mitte aus nach vorn und hinten etwa bis zur Hälfte geschlossen, indem gleichzeitig das Pericard das Herz noch weiter herausgeschält hat.

Stadium VII. Auf der nächsten Textfig. H hat sich das Herzlumen dorsal beinahe ganz geschlossen, und ebenso ist der Pericardhohlraum fast vollständig um das Herz herum vorgedrungen.

Stadium VIII. Hier ist das Herz dorsal vollkommen geschlossen (Textfig. J), es communicirt nur nach vorn und hinten durch zwei weite Oeffnungen mit der primären Leibeshöhle. Gleichzeitig haben sich auch die beiden Enden des Pericardsacks auf der untern Seite vereinigt, so dass jetzt das Pericard das Herz als Ring umgiebt.

Stadium IX. Die weitere Differenzirung in Textfig. K ist nur ein Grösserwerden des ganzen Organs, womit ein Dünnerwerden der Wände und ein Kleinerwerden der beiden Herzöffnungen im Verhältniss zum gesammten Organcomplex verknüpft ist.

Die Betrachtung einer Reihe von Schnitten soll uns nun die an der Hand der Schemata gewonnenen Ergebnisse näher erläutern. Anschliessend an die Fig. 16, Taf. 28, wollen wir zunächst die Figg. 17 bis 25, Taf. 29, im Zusammenhang betrachten. Sie stellen alle nahezu Querschnitte durch das Herz dar, mit Ausnahme von Fig. 18, wo das Herz schräg längs getroffen ist. Wir sehen auf allen diesen Figuren das Pericard (*p*) an die Eiweisszellen anstossen und den ganzen Herz-Pericardcomplex sich immer mehr der rechten dorsalen Körperwand nähern und sich schliesslich auf den Figg. 22—25 ihr fest anlegen.

An Fig. 16, Taf. 28, reiht sich Fig. 17, Taf. 29, an. Sie entspricht der Textfig. F und führt einen schräg durch die Anlage gelegten Schnitt vor Augen. Das Pericard (*p*) ist nur auf der einen Seite vom Herzlumen zu sehen; es fängt auf diesem Stadium gerade an nach der andern Seite überzugreifen. Fig. 18 zeigt uns zuerst das Pericard auf beiden Seiten des Herzlumens; Vorhof (*hv*) und Herzkammer (*hk*) sind hier vollständig getroffen. Dass die Kammer auf dieser Zeichnung nicht mit der Leibeshöhle communicirt, ist durch die schräge Schnittrichtung zu erklären. Auf den folgenden Figuren,

die alle Querschnitte darstellen, ist zu ersehen, wie das Pericard von der Seite der Eiweisszellen aus nach der andern immer mehr herumgreift. Fig. 19 zeigt einen ziemlich genauen Querschnitt, etwa auf der Entwicklungsstufe wie Textfig. G. Das Herz (*h*) ist nach unten noch vollständig mit dem Pericard verschmolzen. Was ich übrigens noch erwähnen muss, und was auf den Textfiguren nicht zum Ausdruck kommt, ist die Thatsache, dass der Pericardraum, sowie er das Herz dorsal umgreift, an Volumen sehr zunimmt, während der Herzschlauch vorläufig noch verhältnissmässig klein bleibt. Erst wenn er vollständig ausgebildet ist und in Function tritt, vergrössert er sich, so dass er das Pericard ziemlich ausfüllt. Auf Fig. 20 haben sich Herz und Pericard noch etwas deutlicher getrennt; gleichzeitig sind die Wände beider dünner geworden. In Fig. 21 sind die begrenzenden Epithelien von Herz und Pericard noch dünner geworden. Der Schnitt ist nicht ganz quer geführt, da die Communication des Herzschlauchs mit der primären Leibeshöhle auf der einen Seite getroffen ist. Das Pericard hat an Volumen gegen Fig. 20 zugenommen. Einen reinen Querschnitt auf einem ältern Stadium der Entwicklung stellt Fig. 22 dar. Die Verhältnisse nähern sich schon sehr denen des ausgebildeten Zustandes, nur ist das Herz auf der einen Seite noch nicht von der Pericardwand losgetrennt. Das Pericard (*p*) ist als weiter Hohlraum über das Herz (*h*) gestülpt. In der nächsten Fig. 23 fängt das Herz an sich auch an der fraglichen Stelle vom Pericard zu trennen. In Fig. 24 ist die Trennung beinahe, in Fig. 25 vollkommen fertig. Das Herz liegt auf Querschnitten als Kreis in dem dreieckigen Pericard. Fig. 25 bietet in so fern noch eine Besonderheit, als hier der Schnitt gerade durch das Atrioventricularseptum des Herzens geführt ist.

Eine Serie von Längsschnitten durch das Herz zeigen uns die Figg. 32—37, Taf. 30, die zum Theil schon besprochen wurden. Vorhof (*hv*) und Kammer (*hk*) werden erst getrennt angelegt, dann bildet sich eine Verbindung aus, wie Fig. 35 zeigt, und während sich das Pericard (*p*) vergrössert, schält es das Herz aus der gemeinsamen Zellenmasse heraus (Fig. 36). Anfänglich findet die Communication des Herzens mit der Leibeshöhle durch zwei weite Oeffnungen statt, die sich beim Grösserwerden der Lumina von Pericard und Herz verengen und die Anfänge der Vene und Aorta darstellen. So entsteht die bekannte Gestalt des Herzens der Pulmonaten (Fig. 37). Mit dem Wachsen der Organe flachen sich die Wände immer mehr ab und werden schliesslich äusserst zart. Gleichzeitig differenziren sich die Herzzellen in Endothelzellen, die das Herzlumen nach dem Pericard-

hohlraum abschliessen, und Muskelzellen, die die Contractionen bewirken und demnach besonders zahlreich in der Herzkammer auftreten.

Von Gefässen habe ich nichts sehen können. Wenn schon die Wände des Herzens von so grosser Zartheit sind, so sind es die Gefässe um so mehr. Sie werden bei der Conservirung jedenfalls zerrissen sein.

Wenn Herz und Pericard sich vollständig ausgebildet haben, ist auch die Drehung der Längsaxe des Herzens vollendet, und zwar beträgt sie jetzt etwa 180° gegen die Anfangslage. Das ausgebildete Herz zieht, von rechts hinten nach links vorn, schräg durch den Körper. Der Vorhof liegt, wie bei allen Pulmonaten, vor der Kammer. Indem wir von diesem Endstadium nach rückwärts gehen und die Drehung des Herzcomplexes verfolgen, ist es möglich, schon anfänglich zu bestimmen, welche der Einbuchtungen zum Vorhof und welche zur Kammer wird.

Auf noch ältern Stufen der Entwicklung als Fig. 37 vergrössert sich nur das gesammte Organ immer mehr mit dem Wachsthum des Thieres.

Von der Entwicklung des Herzens bei *Planorbis* hat RABL nichts feststellen können; er schreibt: „Das Herz bildet sich geraume Zeit nach der Entwicklung der bleibenden Niere unter der Schale im Grunde der Athemhöhle zwischen den beiden Eiweisszellenmassen in der Nähe des blinden Endes der bleibenden Niere."

Bei *Limax* entwickeln sich Herz und Pericard in sehr eigenthümlicher Weise. Es hat sich hier, wie wir gesehen haben, die gemeinsame Primitivanlage von Niere und Herz auch in zwei Theile gesondert, von denen der eine der Niere den Ursprung gab. Aus dem andern entstehen Herz und Pericard, und zwar zuerst vollständig das Herzlumen, dessen Wand dann erst durch einen Spaltungsprocess in Herz- und Pericardwand gesondert wird. Der Pericardraum entsteht aus zwei Spalträumen, die verschmelzen und dadurch das Herz aus der gemeinsamen Bildungsmasse herausschälen.

Ganz anders verhält sich *Paludina*, indem hier, wie schon im vorigen Abschnitt besprochen wurde, zuerst das Pericard entsteht. Die Bildung des Pericards wurde schon Eingangs erwähnt, es entsteht durch Verschmelzung zweier Bläschen. Aus dem so entstandenen einheitlichen Pericard geht das Herz durch eine Einfaltung an der dorsalen Wand hervor, die sich von der Mitte an schliesst und nur vorn

und hinten Oeffnungen lässt, durch die das Herz mit der Leibeshöhle in offener Verbindung steht.

Es bleibt uns noch ein Vergleich des Verhältnisses von Herz und Pericard bezüglich ihrer Entwicklung bei den 3 Gastropoden *Paludina*, *Limax* und *Planorbis* übrig.

Bis jetzt standen sich *Paludina* und *Limax* in dieser Beziehung ganz unvermittelt gegenüber, indem bei ersterer sich das Herz aus dem Pericard, bei letzterer sich das Pericard aus dem Herz entwickelte. Zwischen diesen beiden Gegensätzen nimmt nun *Planorbis* eine vermittelnde Stellung ein. Wir sahen, dass Pericard und Herz sich nahezu gleichzeitig anlegten, denn bald nachdem sich die beiden Einbuchtungen als erste Anlage des Herzlumens gebildet haben, tritt auch das Pericard als Bläschen auf. Während jedoch das Pericard gleich Anfangs ein geschlossenes Bläschen darstellt, entsteht erst durch das Schliessen der Rinne ein eigentlicher Herzraum. Damit gleichzeitig bildet sich auch das Pericard vollständig aus. Wir brauchen uns nun nur noch vorzustellen, dass das Pericardlumen erst dann anfängt sich auszubilden, wenn die Herzrinne sich schon geschlossen hat, so haben wir das gleiche Verhältniss wie bei *Limax*. Andrerseits legt sich bei *Planorbis* das Herz, ebenso wie bei *Paludina*, als Rinne an, die sich dann, von der Mitte anfangend, nach beiden Seiten schliesst, nur dass eben noch kein Raum (Pericard) da ist, in den es sich einstülpen könnte. Durch *Planorbis* ist somit eine Ueberleitung zwischen *Paludina* und *Limax* geschaffen, wie etwa die Processe der Herzentwicklung bei den höhern Gastropoden sich auf die bei den niedern zurückführen lassen.

Das Verhältniss der Pulmonaten zu *Paludina* ist vielleicht als abgekürzte Entwicklung aufzufassen. Bei *Paludina* entsteht das Pericard aus 2 Bläschen, die sich vereinigen und zu einem einheitlichen Hohlraum werden. Verhältnissmässig spät differenziren sich aus dem Pericard zuerst die Niere und dann das Herz heraus. Bei den Pulmonaten scheint nun diese Entwicklung der Organe aus einander abgekürzt zu sein. Das Herz, das möglichst rasch gebildet werden soll, wartet mit seiner Ausbildung bei *Planorbis* nicht, bis das Pericard sich vollständig entwickelt hat, sondern differenzirt sich gleichzeitig mit diesem aus der gemeinsamen Anlage. Am extremsten verhält sich *Limax*, indem sich hier das Herz schon ausbildet, wenn überhaupt noch kein Pericard da ist, so dass sich dann das Pericard nothwendig aus dem Herz entwickeln muss.

III. Vergleich von *Planorbis* mit *Paludina* und *Limax* bezüglich der zeitlichen Sonderung der Organe.

In den verschiedenen Abschnitten haben wir gesehen, dass ein wesentlicher Unterschied in der Entwicklung der einzelnen Organe, die hier in Betracht kommen, bei *Paludina*, *Limax* und *Planorbis* nicht besteht. Es bleibt nur noch übrig, die Entstehung der Organe aus einander einer vergleichenden Betrachtung zu unterziehen. Wie wir im 1. Abschnitt gesehen haben, entstehen Niere, Pericard und Herz bei *Paludina* ebenso wie bei *Limax* und *Planorbis* aus einer gemeinsamen Anlage, die alle wesentlichen Theile dieser Organe liefert. Neu hinzu kommt nur der ektodermale Theil des Ausführgangs der Niere, alles Andere leitet sich aus der gemeinsamen Anlage durch Zellenvermehrung ab.

Bei *Paludina* finden wir diese paarig symmetrisch zu beiden Seiten des Enddarms; bei der links gewundenen *Planorbis* liegt sie links vom Enddarm, während rechts sich ein eben solcher Zellenhaufen findet, der sich an dem Aufbau der Organe jedoch nicht betheiligt, sondern sich auflöst. Bei *Limax* dagegen ist nur eine einzige unpaare und, weil diese Form rechts gewunden, rechts vom Enddarm liegende Anlage vorhanden.

Aus dieser Uranlage entwickelt sich bei *Paludina* zuerst das Pericard und dann aus diesem Herz und Niere. Bei *Limax* und *Planorbis* wird von vorn herein das Material von Pericard und Herz von dem der Niere in der gemeinsamen Anlage geschieden. Ebenso ist in dem Theil, der zu Pericard und Herz wird, das Pericardmaterial seiner Lage nach als periphere Schicht von dem Herzmaterial getrennt.

Was zunächst die Anlage betrifft, so ist sie bei der ursprünglichern *Paludina* noch paarig; bei *Planorbis* ist die Paarigkeit noch angedeutet durch das Auftreten eines zur Primitivanlage symmetrisch liegenden, aus gleichem Zellenmaterial bestehenden Zellenhaufens. Es ist also noch der Versuch gemacht, eine paarige Anlage zu bilden, er kommt aber nicht zur Ausführung; und der rechte Theil der Anlage löst sich allmählich auf, um zu Mesenchym zu werden. Bei dem von den betrachteten 3 Gastropoden am weitesten vom Urtypus abstehenden *Limax* bildet sich nur noch eine einzige Anlage asymmetrisch aus. Die zu ihr symmetrische ist vollständig unterdrückt.

Was zweitens die verschiedenzeitige Ausbildung der Organe aus der gemeinsamen Anlage betrifft, so ist diese durch die nicht abgekürzte oder mehr oder weniger abgekürzte Entwicklung und folglich

durch das frühere oder spätere Auftreten des Pericards bedingt. Bei *Paludina* bildet sich das Pericard sehr früh aus der Anlage oder vielmehr Niere und Herz spät, so dass diese am Pericard entstehen müssen. Bei *Planorbis* bildet sich das Herz und die Niere, bevor das Pericard vollkommen ausgebildet ist. Alle drei Organe entwickeln sich neben einander. Bei *Limax* entsteht schon vor dem Auftreten des Pericards Herz und Niere.

Wir sehen also aus allem diesem, dass sich *Planorbis*, getreu seiner Organisationsstufe und Stellung im System, was die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz anlangt, genau zwischen *Paludina* und *Limax* einschiebt, mehr an diesen als an jene sich anlehnend.

Wenn ich zum Schluss das Schema benutzen darf, das Meisenheimer in seiner Arbeit „Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältniss zu den übrigen Mollusken" über die zeitliche Aufeinanderfolge dieser genannten Organe für einige Mollusken aufstellte, so würde sich jetzt dieses Schema für die Gastropoden folgendermaassen gestalten:

	Paludina	*Planorbis*	*Limax*
	Paarige, symmetrische Uranlage	Angedeutete, paarige, symmetrische Anlage. Eigentliche Primitivanlage unpaar	Unpaare, asymmetrische Uranlage
Aufeinanderfolge der einzelnen Organe nach ihrer Differenzirung	1) Pericard 2) Niere 3) Herz 4) Genitalzellen	1) Niere 2) Pericard und Herz 3) Genitalzellen (?)	1) Niere 2) Herz und Pericard 3) Genitalzellen (?)

Zusammenfassung.

1) Die Makromere D liefert die beiden Mesodermzellen (Holmes). Aus diesen beiden Zellen gehen durch fortgesetzte Theilungen 2 Mesodermstreifen hervor.

2) Am untern Ende, d. h. an der ventralen Partie der Mesodermstreifen, bilden sich, während diese sich allmählich auflösen, zwei Zellenanhäufungen heran, deren Herkunft sich nicht mit Sicherheit feststellen liess.

3) Das untere Ende des Mesodermstreifens sowie die beiden Zellenanhäufungen treten im Lauf der Entwicklung von Zeit zu Zeit mit dem Ektoderm in engern Zusammenhang, so dass anscheinend Zellen aus dem Ektoderm sich der fraglichen Zellenmasse angliedern.

Andrerseits erscheinen die Zellen dieser Anhäufungen durch grossen Reichthum an Dotterkügelchen stets viel dunkler als die Ektodermzellen und gleichen hierin genau den Mesodermzellen.

4) Die Zellenanhäufungen bleiben längere Zeit bestehen und liegen ventral links und rechts vom Enddarm.

5) Niere, Pericard und Herz entstehen aus einer gemeinsamen Primitivanlage, nämlich aus der linken der eben besprochenen Zellenanhäufungen.

6) Diese Anlage sondert sich in einen dem Ektoderm anliegenden Theil (Nierenanlage) und in Pericard-Herzanlage.

7) Die Zellen der Nierenanlage ordnen sich zu einem Bläschen ohne Lumen an, das dann zu einem Schlauch auswächst und das Material für Pericard und Herz vor sich her schiebt.

8) Der zunächst noch massive Nierenschlauch höhlt sich von der Mitte her nach dem Ektoderm und nach dem Pericard-Herzcomplex hin aus. Die Nierenhöhlung tritt mit einer kurzen ektodermalen Einstülpung in Communication (äussere Nierenöffnung) und öffnet sich am innern Ende in das mittlerweile gebildete Pericard unter Bildung einer Wimperflamme (Nierenspritze).

9) Der Nierenschlauch bildet bei dem weitern Wachsthum eine Schlinge und sondert sich in den faltigen, excretorischen Nierensack und in den Ausführgang.

10) In der Pericard-Herzanlage treten zwei hinter einander liegende Vertiefungen auf, die erste Anlage von Vorhof und Kammer des Herzens. Ihre seitlichen Wände wachsen als Lappen in die Höhe.

11) In der den Eiweisszellen anliegenden Begrenzungswand der Vertiefungen bildet sich ein Bläschen (Anlage des Pericards).

12) Die seitlichen Lappen der Einbuchtungen wachsen nach oben, neigen sich zusammen und verschmelzen von der Mitte an, so dass ein Rohr entsteht. Zu gleicher Zeit wird das Pericardbläschen grösser und schält so das Herz aus der gemeinsamen Zellenmasse heraus.

Marburg, im März 1904.

Literaturverzeichniss.

(Siehe auch Meisenheimer, Entw. von Limax [14 und 15].)

1) Bronn, Classen und Ordnungen, V. 3, Malacozoa.
2) Carazzi, D., L'embriologia dell'Aplysia limacina, in: Anat. Anz., V. 17, 1900.
3) Drummond, J., The development of Paludina vivipara, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 46, London 1903.
4) v. Erlanger, R., Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Theil I, in: Morph. Jahrb., V. 17, 1891.
5) —, Zur Entwicklung von Paludina vivipara, Theil II, ibid., V. 17, 1891.
6) —, Zur Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara, ibid., V. 22.
7) —, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gastropoden (Bythinia tentaculata), in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 10, 1892.
8) Henchman, H. P., The origin and development of the central nervous system in Limax maximus, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 20, 1890.
9) Holmes, J., The early development of Planorbis, in: Journ. Morph., V. 16, No. 2, 1900.
10) —, The early cleavage and formation of the mesoderm of Serpulorbis squam., in: Biol. Bull., V. 1.
11) v. Jhering, H., Ueber die Entwicklungsgeschichte von Helix, in: Jena. Z. Naturw., V. 9, 1875.
12) Korschelt und Heider, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Jena 1893.
13) Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Jena 1894.
14) Meisenheimer, J., Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. Theil I. Furchung und Keimblätterbildung, in: Z. wiss. Zool., V. 62, 1896.
15) —, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. Theil II. Die Larvenperiode, ibid., V. 63, 1898.
16) —, Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten, ibid., V. 65, 1899.
17) —, Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältniss zu den übrigen Mollusken, ibid., V. 69, 1901.

18) Meisenheimer, J., Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha, ibid., V. 69, 1900.
19) Rabl, C., Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke, in: Morphol. Jahrb., V. 5, 1879.
20) —, Die Ontogenie der Süsswasserpulmonaten, in: Jena. Z. Naturw., V. 9, 1875.
21) Schmidt, F., Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren, in: Zool. Jahrb., V. 7, Anat., 1894.
22) Tönniges, C., Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara, in: Z. wiss. Zool., V. 61, 1896.
23) Ziegler, E., Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage, in: Verh. D. zool. Ges., 8. Vers.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 28—30.

Sämmtliche Zeichnungen sind mit dem Zeiss'schen Zeichenprisma hergestellt. Fig. 1—10 sind mit Immersion gezeichnet.

Allgemeine Bezeichnungen.

an äussere Nierenöffnung
d Darm
e Ektoderm
ed Enddarm
ei Eiweisszellen
h Herzlumen
hk Herzkammer
hv Herzvorhof
m Mesodermzellen
mch Mesenchymzellen
n Niere
nb Nierenbläschen
ne Nephrostoma
nph Nieren-Pericard-Herzanlage
ns Nierensack
nsch Nierenschlauch
p Pericardhohlraum
ph Pericard-Herzanlage
s Schale
sd Schalendrüse
ud Urdarm
w Wimperflamme.

Tafel 28.

Fig. 1. Blastula mit 4 Mesodermzellen. 370 : 1.

Fig. 2. Gastrula, schräg frontal geschnitten, einen Mesodermstreifen von etwa 4 Zellen jederseits enthaltend. Aus dem Ektoderm wandert anscheinend eine Zelle aus und gliedert sich dem ventralen Ende des linken Mesodermstreifens an. 480 : 1.

Fig. 3. Aeltere Gastrula, quer geschnitten. Zu beiden Seiten des Urdarms das untere Ende der Mesodermstreifen + Niere-Pericard-Herzanlage. 480 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch eine noch ältere Gastrula mit dem untern Ende der sog. Mesodermstreifen. 370 : 1.

Fig. 5. Junger Embryo, frontal geschnitten. Die Mesodermstreifen lösen sich auf. An deren unterm Ende sind zwei Zellenanhäufungen übrig geblieben, von denen hier die linke zu sehen ist. 370 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch einen etwas ältern Embryo mit den beiden Zellenanhäufungen ventral zu beiden Seiten des Enddarms. 370 : 1.

Fig. 7. Dasselbe auf einem spätern Stadium. 360 : 1.

Fig. 8. Zellenanhäufung links vom Enddarm in Zusammenhang mit dem Ektoderm aus einem Querschnitt durch ein Stadium, entsprechend etwa Fig. 6. 700 : 1.

Fig. 9. Dieselben Verhältnisse bei einem ältern Embryo etwa vom Stadium Fig. 7. 640 : 1.

Fig. 10. Dasselbe auf einem noch ältern Stadium. 640 : 1.

Fig. 11. Die Zellenanhäufung ist nicht mehr im Zusammenhang mit dem Ektoderm (aus einem Längsschnitt durch einen Embryo) und tritt als specifische Primitivanlage von Niere, Pericard und Herz hervor. 490 : 1.

Fig. 12. Die gemeinsame Anlage hat sich in Nierenbläschen und Pericard-Herzanlage gesondert. 490 : 1.

Fig. 13. Schärfere Trennung von Nierenbläschen und Pericard-Herzanlage. 490 : 1.

Fig. 14. Querschnitt durch den Nierenschlauch (das in die Länge gewachsene Nierenbläschen). In der Pericard-Herzanlage tritt ein Bläschen auf (Pericardlumen). 490 : 1.

Fig. 15. Das Pericardbläschen hat sich vergrössert. Ausserdem bildet sich vom Ektoderm nach dem Nierenschlauch zu eine kurze Einstülpung (die spätere äussere Nierenöffnung). 490 : 1.

Fig. 16. Querschnitt durch die Herz-Nierenanlage. Das Pericardbläschen ist noch grösser geworden. Das Herzlumen ist schräg quer getroffen. 490 : 1.

Tafel 29.

Fig. 17. Querschnitt durch den Nierenschlauch. Herz und Pericard schräg längs getroffen. 490 : 1.

Fig. 18. Längsschnitt durch die Pericard-Herzanlage. Das Pericard hat auf die den Eiweisszellen abgewandte Seite übergegriffen. 490 : 1.

Fig. 19. Querschnitt durch Herz und Pericard auf einem ältern Stadium. 490 : 1.

Fig. 20. Dasselbe auf einem noch spätern Stadium. 490 : 1.

Fig. 21. Schräger Querschnitt durch das weiter entwickelte Herz. 490 : 1.

Fig. 22. Querschnitt durch das Herz, dessen Wand nur noch auf der einen Seite nicht von der Pericardwand getrennt ist. 490 : 1.

Fig. 23. Dasselbe auf einer weitern Entwicklungsstufe. 490 : 1.

Fig. 24. Das Pericard hat das Herz fast vollständig aus der gemeinsamen Zellenmasse herausgeschält. Der Nierenschlauch mit weitem Lumen ist quer geschnitten. 490 : 1.

Fig. 25. Das Herz ist ringsum von der Pericardwand getrennt. In das Pericard mündet die Nierenspritze. 490 : 1.

Fig. 26. Bildung der äussern Nierenöffnung. Die ektodermale Einstülpung tritt mit dem Nierenschlauch in Verbindung. 490 : 1.

Fig. 27. Bildung der Nierenspritze durch Auseinanderweichen der Zellen. 490 : 1.

Tafel 30.

Fig. 28. Schnitt durch den in der Bildung begriffenen Nierensack. Die Wimperflamme ist quer getroffen. 270 : 1.

Fig. 29. Längsschnitt durch eine weitere Entwicklungsstufe des Nierensacks. 240 : 1.

Fig. 30. Auftreten der Falten des Nierensacks. 240 : 1.

Fig. 31. Nierensack mit gefaltetem Epithel. 240 : 1.

Fig. 32—37. Längsschnitte durch das Herz.

Fig. 32. Längsschnitt durch die junge Herzanlage. 490 : 1.

Fig. 33. Längsschnitt durch die etwas ältere Herzanlage mit Pericardbläschen auf der den Eiweisszellen zugekehrten Seite. 490 : 1.

Fig. 34. Dasselbe auf einem ältern Stadium. 490 : 1.

Fig. 35. Noch ältere Entwicklungsstufe. Schnitt durch den Verbindungscanal von Vorhof und Kammer. 490 : 1.

Fig. 36. Das Pericardlumen ist von dorsal her auf die andere Seite des Herzens hinüber vorgedrungen. 490 : 1.

Fig. 37. Längsschnitt durch das ausgebildete Herz mit Vorhof und Kammer und Schnitt durch die Nierenspritze. 240 : 1.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L.

Von

Dr. J. Gross.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Giessen.)

Hierzu Tafel 31—32 und 3 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die im Nachstehenden mitgetheilten Untersuchungen, deren wichtigste Resultate ich schon an andrer Stelle publicirt (1904) habe, wurden in der Hoffnung unternommen, einen Beitrag zur Lösung der Reductionsfrage liefern zu können. Mein Augenmerk war daher fast ausschliesslich auf das Verhalten des Chromatins gerichtet. Wenn ich daran gehe, vor der Darstellung der eignen Befunde den heutigen Stand des Problems zu skizziren, so werde ich mich dabei kurz fassen und mich auf einen engen Kreis beschränken. An zusammenfassenden Uebersichten über den ganzen Complex der Reifungserscheinungen sind die letzten Jahre so reich, dass ich auf eine solche verzichten kann. Ich könnte doch nur wiederholen, was jedem Leser, der sich für die einschlägigen Fragen interessirt, ohnehin bekannt ist. Auch lässt sich die gewaltig angewachsene Literatur über unsern Gegenstand noch so wenig unter einen Gesichtspunkt bringen, dass ein auch nur oberflächliches Eingehen auf sie mehr Raum beanspruchen würde, als der Einleitung zu einer kleinen Specialuntersuchung füglich zugestanden werden kann. Ja, es würde mich schon zu weit führen, wenn ich nur die Literatur über die Spermatogenese der Insecten erschöpfend besprechen wollte. Denn selbst in den Arbeiten, die diese eine Classe betreffen, stehen sich die Ansichten noch fast gänzlich unvermittelt gegenüber. Eine wirkliche Zusammenfassung ist zur Zeit noch durchaus unmöglich; ich müsste daher aus fast jeder Arbeit einen längern Auszug geben. Desshalb will ich mich hier auf die heteropteren Hemipteren beschränken und die Besprechung der für mein specielles Thema wichtigen Arbeiten auf den theoretischen Schlussabschnitt verschieben.

Die Untersuchungen über die Spermatogenese der Hemipteren beginnen mit einer Arbeit von HENKING (1891) über *Pyrrhocoris apterus*. Die Spermatogonien dieser Species enthalten 24, bei der Mitose rundliche, Chromosomen. Dieselbe Zahl findet sich in somatischen Zellen; sie kann also als Normalzahl der Art betrachtet werden. Nach der letzten Vermehrungstheilung liegt in der jungen Spermatocyte erster Ordnung das Chromatin zu einem dichten Klumpen zusammengeballt, in dem die einzelnen Chromosomen nicht deutlich unterscheidbar sind. Umgeben ist der Chromatinklumpen von einer hellen Kernsaftvacuole. Eine Kernmembran fehlt auf diesem Stadium. Wir haben hier jedenfalls die Synapsis vor uns, wie sie seitdem als regelmässige Erscheinung in so vielen Spermatogenesen und einigen Oogenesen beschrieben worden ist. In einer Bucht an der Oberfläche des Chromatinhaufens liegt ein grosser Nucleolus eingesenkt, der sich stark mit Boraxkarmin färbt, sich tinctoriell also ebenso verhält wie das Chromatin. Durch Auflockerung der Synapsis erscheinen bald deutliche Chromatinschleifen. Diese, Anfangs gleichförmig und glatt, beginnen Fortsätze auszustrecken und treten mit einander in Verbindung. Unterdessen hat sich der Kern mit einer Membran umgeben. Während er beträchtlich heranwächst, geben die Chromosomen ihre Selbständigkeit anscheinend völlig auf. „Man sieht nur ein lockeres Netzwerk von Chromatinsubstanz, bestehend aus staubartig feinen und aus gröbern Körnchen.“ Die ersten Anzeichen für bevorstehende Theilung der Spermatocyte machen sich geltend, indem das staubartig vertheilte Chromatin wieder zu dickern Fäden zusammenfliesst, die eine zackige Oberfläche haben. Die Chromatinfäden treten zur Bildung eines dichten Fadenknäuels zusammen. Aus diesem differenziren sich in der Folge eine Anzahl, und zwar typischer Weise 12 Chromatinringe, an denen bisweilen 4 ins Kreuz gestellte Anschwellungen auffallen. Die Ringe verwandeln sich allmählich, durch Zusammenströmen des Chromatins an zwei Stellen, zu 12 Doppelkugeln. Bis zu dem Stadium des dichten Fadenknäuels war der während der Synapsis bemerkbar gewordene, vorhin erwähnte Nucleolus immer deutlich zu erkennen. Dann aber verschwindet er. HENKING nimmt an, dass aus ihm eine der 12 Doppelkugeln wird.

Nachdem unterdessen die Kernmembran geschwunden ist und die achromatische Spindel sich ausgebildet hat, ordnen sich die Doppelkugeln so zur Aequatorialplatte, dass man vom Pol aus stets 12 Kugeln zu Gesicht bekommt. HENKING schliesst daraus, dass jede Doppelkugel 2 Chromosomen der Spermatogonie entspricht und dass sich

also die 24 Chromosomen der Normalzahl zur ersten Reifungstheilung zweireihig aufstellen. Von den 12 Chromosomen einer Reihe erscheinen bei Polansicht immer 4 oder 5 kleiner als die andern. An jedes Chromosom setzen sich 2 Spindelfasern an, was Henking sich folgendermaassen erklärt. „Da je 2 Kugeln hinter einander liegen, so streift der Spindelfaden von der hintern Kugel an der vordern entlang und mag sich wohl an die vordere Kugel anheften. Dadurch, so kann man sich denken, wird sein Einfluss auf die ihm ursprünglich zugehörige hintere Kugel aufgehoben." Bei der jetzt eintretenden ersten Reifungstheilung rücken an jeden Spindelpol 12 Chromosomen, d. h. die Hälfte der ursprünglichen 12 Doppelkugeln. Schon während des Monasterstadiums haben sich die Centrosomen getheilt. Nach vollzogener Kerntheilung rücken sie an die Enden der Tochterplatten. Dabei nimmt jedes Centrosom je eine der beiden Spindelfasern mit, die sich an jedes Chromosom anhefteten. Die Tochterplatten, in denen die Chromosomen Anfangs dicht gedrängt lagen, lockern sich auf. Nachdem sich unterdessen die Spermatocyte in ihre 2 Tochterzellen getheilt hat, wird die neue Aequatorialplatte gebildet. Sie besteht aus 12 Chromosomen, von denen wieder einige durch geringe Grösse auffallen. Alle zeigen in der Mitte eine Einschnürung. An ihre entgegengesetzten Enden heftet sich je eine Spindelfaser an. Indem die Einschnürung immer tiefer wird, vollzieht sich die Theilung der Chromosomen in je zwei, und somit die Theilung der Aequatorialplatte in die Tochterplatten, welche die Kerne der Spermatiden liefern.

Henking fasst seine Ergebnisse dahin zusammen, dass die erste Reifungstheilung als Reductions-, die zweite als Aequationstheilung aufgefasst werden muss. *Pyrrhocoris* wäre also unter den von Korschelt u. Heider (1902) als Präreduction bezeichneten Typus zu subsumiren. Eine wichtige Beobachtung Henking's muss ich noch erwähnen. An der zweiten Reifungstheilung nehmen nicht alle Chromosomen in gleicher Weise theil, sondern eines geht ungetheilt in die eine Tochterplatte über. Von den Spermatiden enthält also die eine Hälfte 11, die andere 12 Chromosomen. Henking ist mit dieser Beobachtung der Entdecker des seitdem so berühmt gewordenen accessorischen Chromosoms. Er hat seine Schicksale auch schon bis zur Ausbildung des Spermatozoons verfolgt. Das ungetheilte zwölfte Chromosom ist noch lange deutlich neben seinen Schwesterchromosomen zu erkennen. Während diese nämlich verschiedene Formveränderungen durchmachen, behält es seine rundliche Gestalt. Henking glaubt daher, dass es einen Nucleolus darstelle, dass es also zweierlei

Spermatozoen gebe: „die einen besitzen einen Nucleolus, die andern nicht".

Nach HENKING war MONTGOMERY (1898) der Erste, der wieder Untersuchungen über die Spermatogenese einer Hemiptere, und zwar einer nicht näher bestimmten Art des Genus *Euchistus*[1]), anstellte. Seine Befunde weichen in wesentlichen Punkten von der Darstellung ab, die HENKING für die Reductionstheilungen von *Pyrrhocoris* gegeben hatte. In den Spermatogonien von *Euchistus* finden sich 14 Chromosomen, die während der Mitose kugelförmige Gestalt besitzen. Nach der letzten Vermehrungstheilung verlängern sich in den jungen Spermatocyten erster Ordnung die Chromosomen zu fadenförmigen Gebilden, die an Länge ungefähr dem Kerndurchmesser gleichen. Von dieser Verlängerung bleibt jedoch ein Chromosom ausgeschlossen. Dieses behält seine rundliche Gestalt. Es hat also gewisse Aehnlichkeit mit einem Nucleolus. Da es aber zweifellos aus Chromatin besteht und die entsprechenden Reactionen auf Farbstoffe zeigt, bezeichnet MONTGOMERY es als Chromatinnucleolus. Nachdem die übrigen Chromosomen fadenförmige Gestalt angenommen haben, drängen sie sich in der Mitte des Kerns zu einem Klumpen zusammen; sie treten also in die Synapsis ein. Sie lagern sich dabei so dicht an einander, dass die einzelnen Fäden nicht mehr deutlich unterschieden werden können. Nur der Chromatinnucleolus ist an seiner abweichenden Gestalt während der ganzen Dauer des Synapsisstadiums leicht zu erkennen. Neben ihm tritt jetzt noch ein „echter Nucleolus" auf, der sich mit Plasmafarben tingirt. Aus dem Synapsisknäuel separiren sich in der Folge die Chromosomen wieder als lange, glatte Fäden. Ihre Zahl soll von 3 bis 6 schwanken. In der Mehrzahl der Fälle fand MONTGOMERY 3 oder 4. Es ist somit während der Synapsis eine Zahlenreduction der Chromosomen auf weniger als die Hälfte der Normalzahl eingetreten. Der Chromatinnucleolus behält seine rundliche Gestalt bei. Zuweilen soll er in zwei oder mehr Stücke zerfallen. Im Verlauf der nun folgenden Wachsthumsperiode werden die Chromosomen grösser und dicker und bekommen eine unregelmässige, kleine Fortsätze bildende Oberfläche. Sie treten mit einander in Verbindung und bilden schliesslich ein unregelmässiges Netzwerk, in dem die einzelnen Chromosomen nicht mehr deutlich zu unterscheiden sind. Der Chromatinnucleolus,

1) In der im Text citirten Arbeit nennt MONTGOMERY das von ihm untersuchte Genus *Pentatoma*. Aus einer spätern Publication (1899) desselben Autors geht aber hervor, dass seine Bestimmung ungenau war und der Name *Pentatoma* durch *Euchistus* ersetzt werden muss.

noch immer an seiner compacten, kugelförmigen Gestalt erkennbar, ist unterdessen an die Kernmembran gerückt, welche Lage er während der ganzen Wachsthumsperiode beibehält. In seinem Innern ist eine helle Vacuole aufgetreten. Zwei von den 6 Hodenfollikeln enthalten auffallender Weise doppelt so grosse Zellen wie die übrigen 4. Die Chromatinmenge soll aber in beiden Zellarten gleich gross sein. Nach Ablauf der Wachsthumsperiode zerfällt das Chromatinnetzwerk wieder in 3—6 lange Schleifen. Montgomery setzt dieses Stadium dem dichten Spirem homolog, das sonst in den Vorstadien der Theilung auftritt, obgleich ein einheitlicher Chromatinfaden bei *Euchistus* niemals nachzuweisen ist. Indem die Chromatinschleifen sich verdicken und verkürzen, verwandelt sich das dichte in ein lockeres Spirem. Dabei theilt sich ein Theil der Schleifen. Schliesslich resultiren in allen Fällen 7 Schleifen, die zuweilen Ringform annehmen können. Die Verkürzung der Schleifen schreitet weiter fort. Gleichzeitig erhalten sie in ihrer Mitte eine Einschnürung und bekommen so hantelförmige Gestalt. Dieselbe Hantelform nimmt jetzt auch der Chromatinnucleolus an, der unterdessen bedeutend kleiner geworden ist. Der „echte Nucleolus“ ist während dieser Vorgänge verschwunden. Unterdessen ist aussen an der Kernmembran zuerst ein Centrosom aufgetreten, das sich aber bald in zwei theilt. Die aus der Theilung hervorgegangenen Tochtercentrosomen rücken an entgegengesetzte Pole des Kerns. Jedes von ihnen theilt sich noch einmal, nachdem unterdessen die Kernmembran verschwunden ist. Von jedem Centrosomenpaar gehen je zwei Lininfasern an die hantelförmigen Chromosomen und ebenso an die Enden des jetzt ebenfalls hantelförmigen Chromatinnucleolus. Sowohl die Chromosomen als der Chromatinnucleolus brechen darauf in der Mitte durch. Die Hälften weichen aus einander und rücken an die Spindelpole. Noch bevor sie diese erreicht haben, lassen sie eine neue quere Einschnürung erkennen. Ohne Dazwischentreten des Ruhestadiums beginnt darauf die zweite Reifungstheilung in genau derselben Weise, wie sie Henking (1891) für *Pyrrhocoris* geschildert hat. Nur in so fern zeigt sich eine allerdings beträchtliche Abweichung, als bei *Euchistus* die Chromosomen auch bei der zweiten Reifungstheilung in ganz gleichmässiger Weise auf die beiden Tochterzellen, die Spermatiden, vertheilt werden. In der Spermatogenese von *Euchistus* soll also kein accessorisches Chromosom auftreten. Auch in der Deutung seiner Befunde stimmt Montgomery nicht mit Henking überein. Während dieser Autor, wie wir sahen, die erste Reifungstheilung als Reductions-, die zweite

als Aequationstheilung auffasst, nimmt MONTGOMERY beide Theilungen als Reductionstheilungen in Anspruch, weil beide als Quertheilungen zu betrachten sind. Die Hauptergebnisse seiner im Vorstehenden geschilderten Untersuchungen hatte MONTGOMERY schon in einer vorläufigen Mittheilung (1897) publicirt. Noch bevor seine ausführliche Arbeit erschien, wurden seine Angaben von PAULMIER (1898) angefochten. Dieser Forscher war bei Gelegenheit eingehender Untersuchungen über eine andere Hemipterenspecies, *Anasa tristis*, zu wesentlich andern, sich mehr an die Ansicht HENKING's (1891) anschliessenden Resultaten gelangt, wie ich unten noch ausführlich zu zeigen haben werde. Das bewog ihn, auch eine Art des Genus *Euchistus*, und zwar *E. variolarius*, einer Nachprüfung zu unterziehen. Er fand, dass die Chromosomen auf dem Spiremstadium eine deutliche, von MONTGOMERY übersehene, Längsspaltung aufweisen. In der Mitte der längs gespaltenen Schleifen zeigen sich ausserdem Andeutungen eines Querspalts. Durch Verkürzung und Verdickung der Schleifen werden dann echte Tetraden gebildet, wie sie in ähnlicher Weise von vielen andern Thieren bekannt sind. Von den beiden Reifungstheilungen verläuft die erste nach dem Quer-, die zweite nach dem Längsspalt. Die erste ist also eine Reductions-, die zweite eine Aequationstheilung. Auch bei vier andern, zu derselben Familie der Pentatomiden gehörigen Genera konnte PAULMIER denselben Reductionsmodus nachweisen, mit geringen Modificationen auch bei einer Lygäide, *Lygaeus turcicus*. Er glaubt sich daher zu dem Schluss berechtigt, dass in der Spermatogenese der Hemiptera heteroptera im Allgemeinen die erste Reifungstheilung eine Reductionstheilung, die zweite eine Aequationstheilung ist.

PAULMIER's Einsprache veranlasste MONTGOMERY (1899) zu einer Correctur und theilweisen Zurücknahme seiner frühern Angaben. Er giebt jetzt zu, dass die zweite Reifungstheilung bei *Euchistus* normaler Weise eine Längstheilung ist. Der in seiner frühern Arbeit geschilderte Reductionsmodus findet sich nur bei den abnorm grossen Spermatocyten in 2 abweichenden Follikeln, die sich in den Hoden der von ihm untersuchten Exemplare fanden. MONTGOMERY hatte in seiner ersten Arbeit ausschliesslich diese berücksichtigt, weil sie ihm durch ihre bedeutende Grösse als besonders günstige Untersuchungsobjecte erschienen. Dadurch und durch ungünstige Färbung, die ihn die Längsspaltung der Chromosomen übersehen liess, war er zu seinen oben erwähnten irrthümlichen Schlussfolgerungen gekommen. Jetzt schliesst er sich PAULMIER an und erklärt, dass bei *Euchistus* die zweite Reifungstheilung normaler Weise eine Aequationstheilung ist.

In der Thatsache aber, dass bei einem und demselben Thier die Reductionstheilungen in verschiedener Weise verlaufen können, glaubt er eine Bestätigung der Ansicht von O. Hertwig erblicken zu dürfen, dass, im Gegensatz zu der Auffassung Weismann's, das Wesen der Reduction in der Halbirung der Chromatinmasse bestehe. Die Richtung der Theilungsebenen hält er für irrelevant. Denn in derselben Zelle können, so schliesst er, manche Chromosomen eine Längstheilung, andere eine Quertheilung eingehen.

Seiner kurzen Notiz über die Chromatinreduction bei den Hemipteren (1898) liess Paulmier (1899) eine ausführliche Darstellung der Spermatogenese von *Anasa tristis* folgen. Die wichtigsten Resultate dieser Arbeit sind schon in den vorstehenden Zeilen enthalten. Sie förderte aber unsere Kenntnisse von der Samenreifung der Hemipteren noch in mancher andern Richtung, so dass ich ihr eine eingehendere Würdigung zu Theil werden lassen muss. In den Kernen der Spermatogonien ist das Chromatin in kleinen Körnchen auf den Maschen des netzförmigen Kerngerüsts vertheilt. An zwei Stellen finden sich stärkere, unregelmässig gestaltete Anhäufungen von Chromatin, die Paulmier „hazy masses" nennt. Ausserdem enthält der Kern einen sich mit Plasmafarben tingirenden Nucleolus. Auf den Vorbereitungsstadien zu den Vermehrungstheilungen ordnet das Chromatin sich zu einer Anzahl fadenförmiger Elemente, die einen deutlichen Längsspalt erkennen lassen. Die Fäden zerfallen durch Quertheilung in eine grössere Zahl kürzerer Segmente. Diese verkürzen sich zu ovalen Chromosomen, die den Längsspalt durch leichte Einschnürungen an den Enden noch deutlich erkennen lassen. Die Zahl der so entstandenen Chromosomen beträgt 22. Zwei von ihnen sind bedeutend kleiner als die andern; Paulmier hält es für wahrscheinlich, dass sie aus den beiden „hazy masses" hervorgegangen sind. Die Theilung der Chromosomen vollzieht sich nach dem Längsspalt. Nach der letzten Vermehrungstheilung strecken sich die Chromosomen wieder zu fadenförmigen Elementen und sammeln sich an einer Seite der Kernvacuole zu einem Synapsisknäuel an. Wenn nach Ablauf des Synapsisstadiums der Knäuel sich wieder auflockert, werden 10 kurz stäbchenförmige Chromatinelemente sichtbar. Jedes lässt einen Längsspalt erkennen. Ihre Zahl entspricht der Hälfte der ursprünglichen Chromosomen, wenn die zwei kleinen ausser Betracht bleiben. Es hat sich also während der Synapsis eine Pseudoreduction vollzogen. Die stäbchenförmigen Chromatinelemente verlängern sich jetzt und bekommen eine unregelmässige, zackige Oberfläche. Im weitern Verlauf

dieser Processe wandeln sie sich allmählich in Gebilde von ganz unregelmässiger Gestalt um mit undeutlichen Umrissen und nur geringer Färbbarkeit. Sie nehmen dabei bedeutend an Grösse zu, was PAULMIER einer Auflockerung der chromatischen Substanz zuschreibt. Später verdichtet sich diese wieder, und aus den unregelmässigen Chromamassen resultiren wieder regelmässigere, längs gespaltene Chromatinelemente. Jede Längshälfte weist in ihrer Mitte jetzt eine Knickung auf. Und indem an dieser Stelle die Fadenhälften etwas aus einander weichen, erhält das ganze Element die auch von den Spermatogenesen andrer Thiere bekannte doppelt Vförmige Gestalt. Die spitzen Enden eines jeden V repräsentiren die Enden des ursprünglichen Chromatinelements, und der Zwischenraum zwischen seinen Schenkeln entspricht dem Längsspalt. Die Enden der Schenkel dagegen liegen im Mittelpunkt der ursprünglichen Längshälften und sind als erste Andeutung eines Querspalts aufzufassen. In den meisten Fällen lassen die auf diese Weise viertheilig gewordenen Elemente eine Längsstreckung in der Richtung des Längsspalts erkennen. Nicht selten aber sind die Enden der Schenkel der Vs so weit aus einander gerückt, dass es sich nicht entscheiden lässt, welches der Längs- und welches der Querspalt ist, da dann beide Axen der Figur gleich gross sind. Aus den doppelt Vförmigen Figuren resultiren durch Verkürzung und Verdickung der 4 Theilelemente echte Tetraden. Auch diese zeigen in der Regel eine längere Axe, welche noch immer dem ursprünglichen Längsspalt entspricht. Die erste Reifungstheilung geht nach dem Querspalt vor sich, ist also eine Reductionstheilung im Sinne WEISMANN's. Die Theilungsebene der zweiten Reifungstheilung entspricht dagegen dem ursprünglichen Längsspalt. Durch sie werden also die Hälften eines Chromosoms von einander getrennt. Folglich ist die zweite Reifungstheilung eine Aequationstheilung.

In der bisherigen Darstellung habe ich PAULMIER's Angaben über das Schicksal der beiden in den Spermatogonien auftretenden kleinen Chromosomen unberücksichtigt gelassen. Nach der letzten Vermehrungstheilung erscheinen sie während des Synapsisstadiums zu einem einheitlichen rundlichen Körper verschmolzen, der sich stärker färbt als die Chromosomen. An den vorhin geschilderten mannigfachen Veränderungen, welche diese durchmachen, betheiligt er sich nicht, sondern behält während des grössern Theils der Wachsthumsperiode seine Grösse, rundliche Gestalt und Lage in der Nähe der Kernmembran bei. Schliesslich aber erleidet auch er eine Längs- und Quertheilung in derselben Weise wie die übrigen Chromatinelemente. Er bildet

also ebenfalls eine Tetrade, die sich von den 10 andern aber durch geringe Grösse deutlich unterscheidet. Bei der ersten Reifungstheilung verhält sich die kleine Tetrade ganz wie die andern. Bei der zweiten Reifungstheilung wird dagegen die kleine Dyade nicht weiter zerlegt, sondern geht ungetheilt in die eine Spermatide über. In der Spermatogenese von *Anasa tristis* findet sich also auch ein sog. accessorisches Chromosom. Die theoretischen Erörterungen Paulmier's über dieses werde ich am Schluss meiner Arbeit, nach Darstellung meiner eignen Befunde, noch besprechen.

In einer neuern, sich auf unsern Gegenstand beziehenden Arbeit Montgomery's (1901) werden eine grosse Anzahl von Hemipteren, gegen 20 Species, besprochen [1]). Es geschieht dies aber nur in recht aphoristischer Weise, da es dem Autor nicht darauf ankam, eine erschöpfende Darstellung von der Spermatogenese der einzelnen Thiere zu geben. Daher beschränkt er seine Angaben und Abbildungen auf einige wenige Stadien, meist Reifungstheilungen. Aus seinen Ausführungen geht hervor, dass die Samenreife bei den Hemipteren im Einzelnen nicht unerhebliche Verschiedenheiten aufweist, worauf übrigens auch schon Paulmier aufmerksam macht. Die Zahl der Chromosomen in den Spermatogonien schwankt von 14 bis zu 36. Bei einigen Species kommen auch ungerade Zahlen vor. In den meisten Fällen zeichnen sich einige Chromosomen durch geringere Grösse aus. Auch ihre Zahl kann bei den verschiedenen Arten schwanken. Auch Chromatinnucleoli treten in ähnlicher Weise wie bei *Euchistus*, aber ebenfalls in verschiedener Zahl und Anordnung auf. In einigen Fälien gelang es Montgomery, die Identität von kleinen Chromosomen und Chromatinnucleoli wahrscheinlich zu machen. Echte Tetraden bei der ersten Reifungstheilung liessen sich nur bei wenigen Species nachweisen. Häufiger finden sich hantelförmige, also anscheinend nur zweiwerthige Elemente. Da aber Montgomery an die Enden der hantelförmigen Figuren immer je zwei Lininfäden herantreten lässt, haben wir es wahrscheinlich in allen Fällen mit Tetraden zu thun, bei denen nur der Längsspalt oft nicht deutlich erkennbar ist.

Ueberblicken wir die im Vorstehenden gegebenen Referate, so lässt sich in einem wichtigen Punkt eine vollkommne Uebereinstimmung constatiren. Alle drei Autoren deuten die erste Reifungstheilung als Reductions-, die zweite als Aequationstheilung. Auch glaube ich, die

1) Eine andere Publication Montgomery's „A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa", in: Trans. Amer. phil. Soc., V. 20, 1901, stand mir leider nicht zu Gebote.

Bildung von Tetraden in allen Fällen als erwiesen annehmen zu dürfen, wenn auch der Längsspalt nicht immer deutlich sichtbar ist. Ich schliesse das, wie gesagt, aus dem Verhalten der Lininfasern, von denen auch bei *Pyrrhocoris* immer je zwei an die Enden einer der hantelförmigen Figuren herantreten, wie bei mehreren der von MONTGOMERY untersuchten Species. Ferner scheint ein bemerkenswerther Zusammenhang zu bestehen zwischen den Chromatinnucleoli, den kleinen und den accessorischen Chromosomen, wo solche vorhanden sind. Die Ausbildung der Tetraden kann dagegen, wie es scheint, in verschiedener Weise vor sich gehen. Bei *Anasa* finden sich die auch bei andern Thieren in der Reifung der Keimzellen auftretenden doppelt Vförmigen Figuren. Aehnliche Vorgänge spielen sich aller Wahrscheinlichkeit nach auch bei *Euchistus* ab, da MONTGOMERY (1899) die Anfangs bestrittene Längsspaltung der Chromatinfäden zugiebt. Bei *Pyrrhocoris* (1891) differenziren sich dagegen die Tetraden aus Chromatinringen. Ringförmige Figuren hat nun auch PAULMIER zuweilen beobachtet, immer aber als zufällige Varianten der Doppel-Vs nachweisen können. Es läge ja nun nahe, an einen Irrthum HENKING's (1891) zu denken, der ja noch nicht die, gerade im letzten Jahrzehnt bedeutend vervollkommnete, Technik anwenden konnte. Da aber Chromatinringe als Vorstadien der Tetraden auch bei andern Insecten beobachtet worden sind, halte ich einen Zweifel an der Richtigkeit von HENKING's Beobachtungen ohne Nachprüfung für verfrüht.

Eigene Untersuchungen.

1. Technisches.

Mein gesammtes Material habe ich mit VOM RATH'scher Pikrinplatinchlorid-Essigsäure fixirt, die ich von frühern Arbeiten als vorzügliches Conservirungsmittel für histologische und namentlich cytologische Untersuchungen an Insecten kannte. Auch jetzt wieder hat sie mir ausgezeichnete Dienste geleistet und mich nur in einem Punkt im Stich gelassen, der aber für das Hauptproblem dieser Arbeit nicht von Belang ist. Es werden nämlich, wie schon HENKING (1891) angiebt, die in den Spermatocyten vorhandenen sog. Dotterpartikel durch Pikrinsäuregemische ausgezogen. Ueber den Bau und das Schicksal dieser Gebilde, speciell über ihr Verhalten zu andern Zelltheilen, kann ich daher keinerlei Angaben machen. Von Färbungsmethoden habe ich mit gutem Erfolg die HEIDENHAIN'sche angewandt. Sie bietet den grossen Vortheil, dass man sie nicht nur durch längeres und

kürzeres Verweilen der Präparate in der Eisenalaunlösung zweckmässig variiren kann, sondern jedes einzelne Präparat kann man nach der Untersuchung immer wieder je nach Bedarf umfärben, wie es zuerst wohl Boveri (1901) genauer beschrieben hat. Aber so unentbehrlich das Eisenhämatoxylin für den Cytologen auch geworden ist, so kann doch nicht ausdrücklich genug davor gewarnt werden, sich mit ihm allein zu begnügen. Namentlich ist Vorsicht geboten, wenn es darauf ankommt, in zweifelhaften Fällen Chromatin mit Sicherheit als solches zu bestimmen. Wie ich im weitern Verlauf meiner Arbeit noch ausführlicher darthun werde, färbt das Eisenhämatoxylin nämlich durchaus nicht immer nur das Chromatin. Es ist also immer eine Controle mit echten, zweifellosen Kernfarbstoffen geboten.

Von solchen wandte ich Alaunkarmin und Delafield'sches Hämatoxylin an. Von Plasmafarben kam für alle Hämatoxylinpräparate in erster Linie Eosin, für die mit Karmin gefärbten Objecte Bleu de Lyon zur Verwendung. Die Schnittdicke betrug durchweg 5 μ. Dünner zu schneiden erwies sich bei meinem Object als wenig empfehlenswerth wegen der relativ beträchtlichen Grösse der histologischen Elemente.

2. Specieller Theil.

a) Spermatogonie und Vermehrungstheilung.

Der Hode von *Syromastes marginatus* zeigt die für die Hemipteren im Allgemeinen charakteristische Zusammensetzung aus einer Anzahl schlauchförmiger Follikel, die sich caudalwärts zu den Vasa deferentia vereinigen (Fig. A). Die Zahl der Hodenfollikel ist 7; es sind also ebenso viel vorhanden wie Eiröhren im Ovarium des Weibchens. Auch die Anordnung

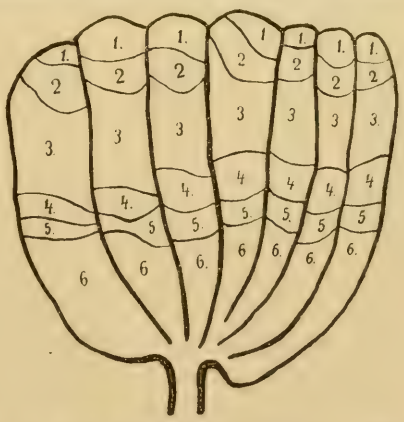


Fig. A. Hode von *Syromastes marginatus* (schematisch). *1* Zone der Spermatogonien, *2* Synapsiszone, *3* Wachsthumszone, *4* Zone der ersten Reifungstheilungen, *5* Zone der zweiten Reifungstheilungen, *6* Zone der Spermatiden und Spermatozoen.

der Keimzellen ist eine ähnliche wie in den weiblichen Organen. Wie dort finden sich am rostralen, blinden Ende die jugendlichen Elemente, hier also die Spermatogonien. Nach hinten zu folgen dann in ziem-

lich regelmässigen Zonen die ältern Stadien. Jedoch war bei meinem Material diese Regelmässigkeit nicht so streng, wie sie von andern Autoren angegeben wird. Vielleicht hängt das damit zusammen, dass die von mir untersuchten Hoden von Thieren stammten, die wahrscheinlich schon in voller Brunst befindlich waren. Wie die schematische Fig. A erkennen lässt, nahmen die Spermatiden und Spermatozoen bereits einen grossen Theil des Follikels ein. Auch waren die Vesiculae seminales stets prall gefüllt. Die Zone der Spermatogonien war dagegen schon in allen Fällen auf einen kleinen Bezirk am blinden Ende des Follikels beschränkt. Wie bei allen Hemipteren und den meisten andern Insecten liegen in den Follikeln die Zellen in Gruppen angeordnet, die von bindegewebigen Cysten umschlossen werden. Auch die Follikel selbst sind von einer bindegewebigen Hülle umgeben. In diese ist ein körniges Pigment von intensiv rother Farbe eingelagert. Aehnlich lebhaft gefärbte Hüllen sind ebenfalls schon von vielen Insecten bekannt geworden.

Die Spermatogonien (Fig. 1—7) haben eine schlank kegelförmige Gestalt. Die spitzen Enden aller in einer Cyste gelegenen Zellen convergiren gegen die Mitte der Cyste. Die an dieser Stelle von Henking (1891) bei *Pyrrhocoris* in vielen Fällen beobachtete Centralzelle der Cyste habe ich nie finden können. Auch das spricht wohl dafür, dass ich es mit ältern Thieren zu thun hatte, deren Spermatogenese sich schon dem Abschluss näherte. Das Plasma der Spermatogonien erscheint bei den stärksten zur Untersuchung angewandten Vergrösserungen (1250 : 1) fein granulirt, was, nach Analogie mit andern Zellen, wohl als der Ausdruck einer äusserst feinwabigen Structur im Sinne Bütschli's zu deuten ist. Am spitzen Ende der Zelle erscheint das Plasma homogener und färbt sich intensiver, ist also hier wohl besonders dicht gebaut. Ein eben solcher dunklerer Fleck am spitzen Ende der Spermatogonie ist auch bei den andern Hemipteren festgestellt worden. Aehnliche Gebilde sind ja ausserdem auch bei einer grossen Anzahl von Thieren beschrieben worden, wobei sie jedoch nach Entstehung und Bedeutung sich recht abweichend verhalten können. Auch in den uns zunächst interessirenden wenigen Fällen herrscht noch keine Uebereinstimmung über ihre Natur. Montgomery (1898) hält sie für Idiozome. Zur Charakteristik eines solchen gehört aber nach Meves (1897), dass in ihm das Centrosom gelegen ist. Ein solches konnte Montgomery selbst nicht finden, glaubt aber, dass es sich mit Eisenhämatoxylin werde nachweisen lassen, welche Färbungsmethode er nicht angewandt hat. Paulmier (1899), der das Heidenhain'sche

Verfahren wohl benutzte, fand aber in dem dunkeln Fleck ebenfalls nie ein Centrosom. Er hält ihn daher auch für einen Spindelrestkörper. Für mein Object muss ich die Frage offen lassen. Ein Centrosom liegt bei *Syromastes* an der strittigen Stelle jedenfalls nie. Ebenso wenig konnte ich aber sichere Anzeichen dafür finden, dass die dunklere und homogenere Beschaffenheit des Plasmas am spitzen Ende der Spermatogonie von den Resten von Spindelfasern der letzten Theilung herrühre.

Der beträchtlich grosse, rundliche bis ovale Kern liegt am stumpfen Pol der Zelle. Er füllt hier das runde, angeschwollene Ende der Zelle fast aus und ist nur von einem dünnen Plasmamantel umgeben. Der Kern besitzt eine feine, aber deutliche Membran. In seinem Innern ist das Chromatin während des Ruhestadiums (Fig. 1—3) in feinern und gröbern Brocken angeordnet und von einem farblosen Kernsaft umgeben. Der Kern besitzt einen rundlichen Nucleolus, der zuweilen (Fig. 3) Anzeichen von Zweitheilung erkennen lässt. Auf Eisenhämatoxylin-Präparaten erscheint er tief schwarz (Fig. 1 u. 3), könnte also für chromatinhaltig angesprochen werden. Schnitte dagegen, die mit Karmin und Bleu de Lyon gefärbt sind (Fig. 2), zeigen deutlich, dass er gänzlich chromatinfrei ist. Denn er hat bei dieser Doppelfärbung einen blass bläulichen Ton, während das Chromatin des Kerns schön roth gefärbt ist. Wir haben es hier also mit einem Metanucleolus nach Häcker's (1899) Terminologie zu thun. In der ruhenden Spermatogonie befindet sich in der Nähe des spitzen Endes und der vorhin erwähnten dunklern Plasmapartie das Centriol, umgeben von einem hellern Hof. In diesem etwa ein Idiozom zu erblicken, scheint mir verfehlt. Dazu fehlt ihm das compacte Aussehen, auch ist sein späteres Schicksal nicht das eines typischen Idiozoms. Ob der helle Hof um das Centriol als Sphäre oder als Centrosom im Sinne Boveri's (1901) und Vejdovsky u. Mrázek's (1903) zu deuten ist, wage ich nicht zu entscheiden. Structuren waren in ihm nie zu erkennen. Die erste Andeutung einer Vorbereitung der Spermatogonie zur Theilung zeigt sich im Verhalten des Centriols. Dieses verlässt seinen ursprünglichen Platz am spitzen Ende der Zelle und wandert gegen den Kern hin (Fig. 3). Noch bevor es diesen erreicht hat, theilt es sich (Fig. 4). Gleichzeitig treten jetzt auch im Kern Veränderungen auf. Der Nucleolus verschwindet, und das Chromatin beginnt zu längern, fadenförmigen, Anfangs recht dünnen Anhäufungen zusammen zu fliessen. Allmählich werden die Fäden dicker, indem mehr Chromatinpartikel in sie einbezogen werden (Fig. 5). Auch wird ihre, Anfangs sehr un-

regelmässige Oberfläche nach und nach glatter (Fig. 6). Unterdessen haben die beiden Centriolen die Kernmembran erreicht. Hier trennen sie sich von einander (Fig. 5 u. 6) und beginnen an zwei entgegengesetzte Pole des Kerns zu wandern. Wenn alles Chromatin zur Bildung der fadenförmigen Elemente aufgebraucht ist, verkürzen sich diese und nehmen Stäbchenform an (Fig. 7). Ihre Zahl konnte ich auf diesem Stadium nicht mit Sicherheit feststellen. Zwei von den Chromatinelementen (*k* in Fig. 7) sind wesentlich kleiner als die andern und von kugliger Gestalt. Dieselbe Form nehmen aber auch die grössern durch immer stärkere Verkürzung und Verdickung bald an. Nachdem jetzt die Kernmembran aufgelöst, die Spindel gebildet worden ist, ordnen sich die ungefähr kugelförmigen Chromosomen, von denen zwei durch geringe Grösse auffallen, in typischer Weise zur Mitose an. Eine Längsspaltung, wie PAULMIER (1899) sie bei *Anasa tristis* beobachtet hat, konnte ich an den Chromosomen der Spermatogonien nie wahrnehmen. Trotzdem kann aber die Theilung auch bei *Syromastes marginatus* ganz in derselben Weise vor sich gehen, ohne dass die Verhältnisse sich hier so klar erkennen lassen wie bei PAULMIER's Object. Die Zahl der Chromosomen in einer Aequatorialplatte (Fig. 8 u. 9) der Spermatogonie beträgt 22. Von diesen haben 20 ungefähr gleiche Grösse, 2 (*k* in Fig. 8 u. 9) sind beträchtlich kleiner. Bei Eisenhämatoxylin-Präparaten erscheinen die Chromosomen unter einander durch schwarze Fäden verbunden. Aehnliches bildet PAULMIER (1899) für *Anasa* ab; auch SUTTON (1903) findet bei *Brachystola magna*, einer Locustide, wenigstens einige Chromosomen in dieser Weise verbunden. Auf Karminpräparaten (Fig. 9) habe ich nie auch nur eine Andeutung dieser merkwürdigen Erscheinung gefunden. Ebenso wenig liess sie sich bei Anwendung von DELAFIELD'schem Hämatoxylin nachweisen. Es ist daher möglich, dass die schwarzen Verbindungsbrücken zwischen den Chromosomen lediglich ein Kunstproduct sind.

b) Synapsis.

Nachdem die letzte Vermehrungstheilung vollzogen ist, nach Ausbildung der Kernmembran des Kerns der jungen Spermatocyte, strecken sich die kugligen Chromosomen wieder. Sie werden zu langen, vielfach gewundenen dicken Fäden, die den Kernraum nach allen Richtungen durchziehen (Fig. 10). Da ein grosser Theil der Kernmembran eng anliegt, kommen auf einem dünnen Schnitt nie alle gleichzeitig zu Gesicht. Wohl aber lässt sich durch sorgfältiges Vergleichen aller

zu einem Kern gehörigen Schnitte meist mit Sicherheit feststellen, dass 2 von ihnen bedeutend kleiner sind als die andern. Auf dem Fig. 10 zu Grunde liegenden Schnitt sind beide kleinen Chromosomen (*k*) getroffen. An der Längsstreckung betheiligen sich aber nicht alle Chromosomen, sondern zwei, die sich eng an einander lagern, behalten ihre ursprüngliche Gestalt (*cn* in Fig. 10), in der sie aus der Mitose hervorgingen. Sie müssen unbedingt den 20 grössern Chromosomen der Spermatogonie zugerechnet werden. Auch wenn nicht, wie in Fig. 10, die kleinen Chromosomen deutlich neben ihnen sichtbar sind, zeigt dieses ihre bedeutende Grösse und ein Vergleich mit den vorhergehenden Figg. 8 und 9.

Das Stadium der lang gestreckten Chromatinfäden in der jungen Spermatocyte erster Ordnung kommt nur relativ selten zur Beobachtung; es geht also schnell vorüber. Bald ballen sich die lang gestreckten Chromosomen zu einem dichten, compacten Knäuel zusammen, der ungefähr in der Mitte des Kerns gelegen ist. Sie treten in die Synapsis (Fig. 11) ein. An dieser betheiligen sich aber die schon auf dem vorigen Stadium durch ihr abweichendes Verhalten auffallenden beiden Chromosomen nicht. Vielmehr liegen sie in einiger Entfernung von der Synapsis an der Kernmembran (*cn* in Fig. 11). Dabei geben sie ihre enge Aneinanderlagerung auf, die sie vorher fast wie einen einheitlichen Chromatinkörper erscheinen liess. Sie lassen jetzt einen Zwischenraum zwischen sich erkennen. Zuweilen strecken sie sich dabei etwas in die Länge (Fig. 12). In der Synapsis ist die Zusammenballung der Chromosomen dagegen so intensiv, dass sich hier die einzelnen Elemente nicht mehr deutlich erkennen lassen. Ihr Verhalten während dieses Stadiums kann daher in vielen Punkten erst aus ihrem spätern Schicksal erschlossen werden. Doch bietet auch die Synapsis selbst Erscheinungen dar, die wenigstens auf wichtige Stoffwechselprocesse während ihrer Dauer schliessen lassen, die nicht ganz gering sein kann, wie die verhältnissmässig breite Zone beweist, welche die in der Synapsis befindlichen Spermatocyten im Hodenfollikel einnehmen. An Eisenhämatoxylin-Präparaten macht sich ein auffallendes Verblassen des Synapsisknäuels geltend. Anfangs tief schwarz gefärbt, erscheint er auf etwas ältern Stadien nur noch blass graubraun (Fig. 12) bis graugelb (Fig. 13). Nur an wenigen Stellen sind schwarze Auflagerungen zu bemerken (Fig. 12). Diese sammeln sich allmählich zu einem einzigen, grössern schwarzen Körper (Fig. 13). Dieser Vorgang muss, wie spätere Stadien zeigen, als Bildung eines Nucleolus aufgefasst werden. Man könnte geneigt sein, aus diesen

Bildern zu schliessen, dass die Chromosomen während der Synapsis überschüssiges Chromatin abgeben und so einen chromatinhaltigen Nucleolus entstehen lassen. Dem widersprechen aber meine Karminpräparate aufs entschiedenste. Auf diesen ändern nämlich die Chromosomen ihre Färbung im Verlauf der Synapsis nicht im geringsten. Die Bildung des Nucleolus lässt sich auf ihnen leider nicht deutlich verfolgen, da er von den dicht gedrängten Chromosomen verdeckt wird. Wenn er nach der Synapsis sichtbar wird, erscheint er blass mit Bleu de Lyon tingirt, enthält also kein Chromatin. Es geht hieraus wohl mit Sicherheit hervor, dass die während der Synapsis von den Chromosomen zur Bildung des Nucleolus abgegebenen Substanzen ebenfalls kein Chromatin waren, vielmehr der achromatischen Unterlage der Chromatinschleifen entstammten. Der Nucleolus ist also auch hier wieder, wie in den Spermatogonien, ein echter Metanucleolus, und wir haben hier einen der Fälle, auf die HÄCKER's Kernsecrettheorie (1899) ausgezeichnet passt. Gegen den Schluss der Synapsis fangen auch die an der Kernmembran gelegenen beiden Chromosomen an, eine etwas blassere Färbung zu zeigen (Fig. 13).

Die Kernmembran ist, wie schon aus Obigem hervorgeht, während der ganzen Synapsisperiode deutlich erkennbar.

In der Form ihres Zelleibes unterscheiden sich die Spermatocyten wesentlich von den Spermatogonien. Waren diese schlank kegelförmig, so haben jene ungefähr kugelförmige Gestalt. Centriolen habe ich in den jungen Spermatocyten erster Ordnung nie entdecken können. Sie treten erst auf viel spätern Stadien wieder deutlich erkennbar auf. Es ist deshalb zum mindesten nicht wahrscheinlich, dass die Centriolen der letzten Vermehrungstheilungen in den Spermatocyten persistiren. Den oben erwähnten dunklen Körper, den MONTGOMERY (1898) als Idiozom, PAULMIER (1899) als Spindelrestkörper in Anspruch nahm, habe ich in den Spermatocyten ebenfalls nicht finden können.

c) Wachsthumsperiode.

Nach Ablauf der Synapsis lockert sich die compacte, die Mitte des Kerns einnehmende Masse auf. Das Chromatin erscheint jetzt als ein dichter, vielfach verschlungener und aufgeknäuelter Faden (Fig. 14). Es tritt also bei *Syromastes*, abweichend von andern Hemipteren, ein echtes Spiremstadium auf. Auf dem Fadenknäuel liegt der runde Nucleolus. Das Chromatin nimmt bei Doppelfärbung mit Eisenhämatoxylin und Eosin einen röthlichen Ton an, der sich vom Plasma nur durch etwas grössere Dunkelheit unterscheidet. Die beiden isolirten

Chromosomen an der Kernmembran (*cn* in Fig. 14) haben sich wieder eng an einander gelagert. Sie erscheinen bei der eben genannten Tinction braunröthlich. Der dichte Fadenknäuel lockert sich bald zu einem lockern Fadenknäuel auf. Auch dieses besteht noch aus einem einheitlichen Faden (Fig. 15). Auf Schnitten ist dieser natürlich nicht selten an mehreren Stellen angeschnitten, was den Anschein erweckt, als wäre er in mehrere Stücke zerfallen. Sorgfältige Vergleichung vieler Zellen hat mich aber zu der Ueberzeugung geführt, dass wir es auch auf diesem Stadium noch mit einem durchaus einheitlichen Faden zu thun haben. Interessant ist jetzt das tinctorielle Verhalten der verschiedenen Kernbestandtheile. Bei Eisenhämatoxylin- und Eosinfärbung erscheint der Chromatinfaden so blass röthlich, dass er fast ganz dem Zellplasma gleicht. Nur wenig dunkler tingirt als dieses sind auch die beiden Chromosomen an der Kernmembran. Dagegen hat der Nucleolus seine tief schwarze Färbung beibehalten. Vergleichen wir hiermit Präparate, die einer Doppelfärbung mit Alaunkarmin und Bleu de Lyon unterzogen wurden, so ergiebt sich folgendes Bild (Fig. 16). Alle chromatinhaltigen Kernbestandtheile, sowohl das Spirem als die Chromosomen an der Kernmembran, sind leuchtend roth gefärbt. Der Nucleolus dagegen erscheint blass bläulich, zeigt also Plasmareaction. Umgekehrt erscheinen bei Hämatoxylin-Eosin-Färbung (Fig. 17) Spirem und isolirte Chromosomen violett, der Nucleolus dagegen blass rosa wie das Zellplasma. Dieses Verhalten beweist wohl mit Evidenz, dass Eisenhämatoxylin kein wirklicher Kernfarbstoff ist und deshalb nie ohne Controle angewandt werden darf, wenn es darauf ankommt, die An- oder Abwesenheit von chromatischer Substanz zu constatiren. Er färbt offenbar einfach die Zellbestandtheile intensiver, die eine besonders dichte Structur aufweisen, in unserm Falle also den gänzlich chromatinfreien Nucleolus. Aus dem Spirem und ebenso früher aus der Synapsis wird es sehr schnell ausgezogen, weil das Chromatin in diesen stark aufgelockert ist. Die beiden isolirten Chromosomen an der Kernmembran geben es langsamer ab, weil sie noch compacter gebaut sind. Bei noch längerm Ausziehen wird auch ihnen die Farbe gänzlich entzogen. Ich habe Präparate, die nicht mit Eosin nachgefärbt waren, so lange mit Eisenalaun behandelt, bis alle Bestandtheile der Zelle mit Ausnahme des Nucleolus fast farblos waren. Musterte ich an solchen Präparaten die Synapsis- und den Anfang der Wachsthumszone mit mittelstarken Vergrösserungen, so waren fast gar keine Structuren zu bemerken, und nur die noch immer tief schwarzen Nucleolen liessen erkennen, wo sich die Zellkerne be-

fanden. Dass ich mit meiner Auffassung von der Wirkung der HEIDENHAIN'schen Methode Recht habe, geht auch aus BOVERI's (1901) bekannten Erfahrungen beim Studium der Centrosomen hervor. Zog er die Farbe nur schwach aus, so erschienen diese durchaus schwarz und liessen keine Structuren in ihrem Innern erkennen. Liess er die Präparate dagegen länger in der Alaunlösung, so blassten die Centrosomen ab, und nur die Centriolen blieben gefärbt. Die Centrosomen sind eben zwar bedeutend dichter als das Zellenplasma, aber lange nicht so dicht wie die Centriolen. Das besprochene Verhalten ist übrigens ein bedeutender Vorzug des HEIDENHAIN'schen Verfahrens, wenn dieses nur mit der nöthigen Vorsicht angewandt wird.

Um nach dieser Abschweifung ins technische Gebiet wieder zu unserer Untersuchung zurückzukehren, so lassen die Figg. 16 und 17 noch erkennen, dass das Chromatin im Spirem aus deutlich individualisirten Mikrosomen zusammengesetzt ist, die einer achromatischen Unterlage aufliegen oder in diese eingebettet sind.

Wenn das Spirem sich so weit aufgelockert hat, dass seine Windungen den ganzen Kernraum durchsetzen und die Membran berühren, giebt der Faden bald seine Einheitlichkeit auf. Er zerfällt in eine Anzahl einzelner Segmente. Diese sind Anfangs von verschiedener Grösse (Fig. 18). Allmählich zerfallen aber die längern Fäden weiter (Fig. 19 u. 20). Zum Schluss resultiren fast lauter gleich lange Fäden, von denen nur 2 (*k* in Fig. 21) durch besondere Kürze deutlich auffallen. Die Zahl der Segmente lässt sich an Schnittpräparaten nicht mit Sicherheit feststellen. Auf dünnen Schnitten werden natürlich nie alle gleichzeitig getroffen, und auch eine Reconstruction des ganzen Kerngerüsts aus auf einander folgenden Schnitten ist mit der nöthigen Exactheit nicht auszuführen. Aufstrichpräparate des Hodeninhalts sind für derartige Zählungen natürlich besser zu verwenden. Solche lassen sich aber nur aus frischem Material gewinnen; und meine Objecte waren schon sämmtlich conservirt, als ich bei der Untersuchung auf diese Schwierigkeit stiess. So kann ich die Zahl der Segmente, in die der Chromatinfaden zerfällt, nur aus Beobachtungen an spätern Stadien erschliessen. Es müssen, wie sich später zeigen wird, 20 Segmente gebildet werden: 18 gleich lange und 2 kürzere. Ausserdem liegen an der Kernmembran noch immer die beiden Chromosomen in ihrer ursprünglichen Gestalt, die wir schon von der letzten Theilung der Spermatogonie an verfolgen konnten.

Ich habe versucht, den successiven Zerfall des Spirems auf Fig. 18 bis 21 deutlich zu machen.

Die 20 fadenförmigen Chromatinsegmente fangen jetzt an, sich in die Länge zu strecken. Ferner wird ihre Oberfläche, die bis dahin ziemlich glatt erschien, unregelmässiger, zackig (Fig. 22). Ausserdem lassen die Fäden eine auffallende Beziehung zur Kernwand erkennen. Nicht selten sieht man ein Chromatinsegment an einem oder beiden Enden mit der Membran in inniger Berührung stehen. Eine weitere wichtige Veränderung betrifft die beiden an der Kernmembran gelegenen Chromosomen. Sie sind zu einem einheitlichen Chromatinkörper verschmolzen (Fig. 22 *cn*). Von diesem Stadium an giebt es also auch bei *Syromastes* einen „Chromatinnucleolus", wie er bei *Euchistus* nach Montgomery (1898) schon während der Synapsis auftritt. Der Metanucleolus (*m* in Fig. 22) zeigt jetzt dagegen Andeutungen von bevorstehender Theilung. Die Chromatinsegmente heften sich unterdessen alle mit einem oder beiden Enden an die Kernmembran an. Sie werden dabei immer kürzer und breiter, die unregelmässigen Fortsätze immer länger (Fig. 23). Es geht offenbar eine starke Auflockerung des Chromatins vor sich. Das spricht sich an Eisenhämatoxylin-Präparaten auch darin aus, dass jetzt die Chromatinelemente schon bei geringem Ausziehen der Farbe nur noch Plasmafarben aufnehmen (Fig. 24). Auf Karminpräparaten behalten sie dagegen auch jetzt ihre charakteristische rothe Färbung bei (Fig. 25). Die Verkürzung und Verbreiterung geht schliesslich so weit, dass die Anfangs fadenförmigen Chromosomen rundliche Gestalt annehmen. Sie liegen jetzt als rundliche Gebilde von beträchtlicher Grösse an der Kernmembran, während die Mitte des Kerns chromatinfrei wird (Fig. 24 u. 25). Zwischen ihnen spannen sich sehr zarte Fäden aus. Der Chromatinnucleolus (*cn*) liegt ebenfalls in der Regel der Kernwand eng an. In ihm ist jetzt eine helle Vacuole aufgetreten. Auf meinen Karminpräparaten zeigt sie einen blass bläulichen Ton, muss also achromatische Substanzen enthalten. Sie gleicht ganz der Vacuole, wie sie in den Nucleolen vieler anderer Zellen beobachtet worden ist, z. B. in den Keimflecken der Echinodermeneier von Hartmann (1902) und Günther (1903).

Der Metanucleolus zerfällt auf diesen Stadien in 2 oder mehr Stücke von oft sehr verschiedener Grösse (*m* in Fig. 23—25). Diese Veränderungen der Nucleolen lieferten mir ein ausgezeichnetes Criterium für die Aufeinanderfolge der einzelnen Stadien. Ich glaube daher sicher, dass ich sie in meiner Darstellung richtig gruppirt habe. Ich werde von jetzt ab hauptsächlich schwach ausgezogene Eisenhämatoxylin-Präparate benutzen, da solche verschiedene für den weitern

Verlauf der Untersuchung wichtige Structuren am besten erkennen lassen. Aus den rundlichen Chromatincomplexen an der Kernmembran differenziren sich jetzt durch Verdichtung des Chromatins wieder fadenförmige Elemente. Diese erscheinen jetzt aber längs gespalten (Fig. 26). Die Längsspaltung der Chromosomen ist also offenbar der Zweck der im Vorstehenden geschilderten und auf Fig. 22—25 abgebildeten Processe. Die längs gespaltenen Chromosomen zeigen Anfangs noch deutliche Beziehungen zur Kernmembran. Sie liegen dieser mit einem (*a* in Fig. 26) oder beiden Enden (*b* in Fig. 26) dicht an. Sie verhalten sich also noch ebenso wie die ungespaltenen Chromatinfäden bei dem Beginn ihrer Umbildung in die rundlichen Complexe. Die Spalthälften der Chromosomen zeigen noch dieselbe unregelmässig ausgezackte Oberfläche, die früher die ungespaltenen Elemente erkennen liessen. An ihren Enden tragen die Spalthälften rundliche Verdickungen. Auch jetzt noch sind zwischen den Chromosomen feine Fäden ausgespannt. Sind auf Fig. 26 erst wenige fadenförmige Chromosomen neben einer grössern Zahl von rundlichen Complexen vorhanden, so haben auf Fig. 27 fast alle Chromosomen bereits die Form von längs gespaltenen Fäden angenommen. Nur noch ein ungespaltenes Chromatinelement ist vorhanden, aber auch dieses hat sich bereits bedeutend in die Länge gestreckt. Schliesslich finden sich im Kern lauter längs gespaltene Chromosomen (Fig. 28—31). Diese geben allmählich ihre engen Beziehungen zur Kernmembran auf, bleiben aber noch lange durch feine Fäden mit ihr in Verbindung. Die Länge der Chromosomen übertrifft etwas den Radius des ungefähr kugelförmigen Kerns. Sie verlaufen nicht immer ganz geradlinig, sind vielmehr häufig umgebogen oder geknickt. Die Biegung kann so weit gehen, dass die beiden Enden eines Chromosoms sich kreuzen und es so zur Ausbildung einer Schleife kommt (*a* in Fig. 30). Auch verlaufen die beiden Spalthälften nicht immer ganz parallel. Zuweilen weichen sie in ihrer Biegung so weit von einander ab, dass sich ihre Enden kreuzen (*a* in Fig. 28). Alle solche kleine Unregelmässigkeiten halte ich für gänzlich belanglos, wenn ihnen auch von manchen andern Forschern nicht geringe Bedeutung zugesprochen worden ist. Dasselbe gilt von kreuzförmigen Bildern, wie ich sie ebenfalls, wenn auch nur selten, erhielt (*a* in Fig. 31). Hier ist es klar, dass das Kreuz nur dadurch zu Stande kommt, dass auf dem Schnitt 2 Chromosomen quer über einander gelegen sind, was ja hin und wieder vorkommen muss. Ist nun in einem solchen Schnitt die Farbe nicht genügend ausgezogen, so kann der Mittelpunkt des Kreuzes compact und das Ganze als

einheitliches Gebilde erscheinen. Die in Fig. 31 abgebildete Zelle weist aber auch wirkliche kleine Abweichungen vom normalen Verlauf auf. Die Chromosomen sind kürzer und dicker, als es für dieses Stadium typisch ist, und der Chromatinnucleolus (*cn*) zeigt noch deutlich seine Zusammensetzung aus 2 rundlichen Chromosomen. Solche geringfügige Abnormitäten, die in der Hauptsache auf Verzögerungen und Beschleunigungen bestimmter Processe beruhen, werden uns später noch mehrfach beschäftigen. Sie können nicht selten werthvolle Anhaltspunkte für die Untersuchung abgeben, wenn sie nur in ihrer wahren Natur erkannt und mit Vorsicht benutzt werden. Um wieder zu den normalen Vorgängen zurückzukehren, so finden sich unter den Chromosomen stets zwei kleinere (*k* in Fig. 29 u. 30). Natürlich liegen sie fast nie beide auf einem Schnitt. Ueber ihre Herkunft kann kein Zweifel herrschen. Sie entsprechen den beiden kleinen Chromosomen in den Spermatogonien, die sich ja auf fast allen Zwischenstadien wieder erkennen liessen. Nur auf dem Stadium der rundlichen Chromatincomplexe lassen sie sich wegen der Unregelmässigkeit in der Gestalt dieser Gebilde nicht nachweisen. Trotzdem halte ich mich für berechtigt, ihre Identität mit den kleinen Chromosomen der Spermatogonien zu behaupten. Während die Längsspaltung der Chromosomen und ihre Loslösung von der Kernwand vor sich geht, lässt der Chromatinnucleolus (*cn*) keinerlei Veränderungen erkennen. Er liegt nach wie vor an der Kernmembran und ist noch immer durch den Besitz einer blassen Vacuole ausgezeichnet. Der Metanucleolus dagegen zerbröckelt in immer mehr Stücke, die sich successive auflösen. In Fig. 29 ist nur noch ein kleiner Rest von ihm vorhanden. Die Bruchstücke des Nucleolus finden sich vor ihrer Auflösung eng der Kernmembran angelagert (Fig. 27 u. 28). Ob sie aus dem Kern entfernt werden, konnte ich nicht entscheiden.

d) Die Bildung der Tetraden.

Nach Abschluss der eigentlichen Wachsthumsperiode, wenn im Kern lauter längs gespaltene fadenförmige Chromosomen vorhanden sind, tritt bald ein neuer wichtiger Vorgang auf. Es legen sich jetzt, wie Fig. 32 erkennen lässt, je 2 Chromosomen mit ihrem einen Ende an einander. Diese Aneinanderlagerung geschieht immer zwischen gleich grossen Chromosomen. Immer sind es 2 grössere oder die beiden kleinen Chromosomen, die so mit einander in Beziehung treten. Es ist das, wie sich später ergeben wird, von ganz hervorragender Bedeutung für die theoretische Verwerthung meiner Befunde. Nach-

dem 2 Chromosomen sich so an einander gelegt haben, biegen sich die zugekehrten Enden etwas nach aussen um. Dabei werden die umgebogenen Stücke an ihrer Oberfläche glatt. Wir haben jetzt also aus je 2 längs gespaltenen Chromosomen gebildete Kreuze mit sehr ungleichen Armen. Zwei sind ganz kurz und glatt, zwei dagegen sehr lang und zeigen noch die rauhe, zackige Oberfläche. An den Enden der langen Arme verlöthen die Spalthälften jedes Chromosoms mit einander (Fig. 33). Auch können an dieser Stelle beide Chromosomen mit einander verschmelzen. Es entstehen dadurch ringförmige Figuren (Fig. 34). Mannigfaltige andere Bilder, die einem bei der Untersuchung von Spermatocyten erster Ordnung auf diesem Stadium entgegentreten, sind nach meiner festen Ueberzeugung nur durch Zufälligkeiten bedingt, wie sie die Technik mit sich bringt. Dahin gehören scheinbar ungetheilte Chromosomen (*a* in Fig. 35). Sie beruhen einfach auf ungünstiger Lage der normalen kreuzförmigen Figur, wodurch eine Spalthälfte jedes Chromosoms die andere verdeckt. Ferner finden sich, wenn auch selten, Kreuze, bei denen der eine lange Arm sehr kurz erscheint (*b* in Fig. 35). Sie erwecken den Anschein, als ob hier ein grosses und ein kleines Chromosom verbunden wären. Das ist aber unbedingt nicht der Fall. Die verschiedene Länge der beiden langen Arme des Kreuzes ist vielmehr einfach dadurch bedingt, dass dem einen ein Stück abgeschnitten ist. Dafür spricht schon der einfache Vergleich einer grössern Anzahl solcher anscheinend abnormen Kreuze. Die kürzere Hälfte des Kreuzes weist nämlich in den verschiedenen Fällen eine sehr verschiedene Länge auf. Da die Chromosomen den Kern nach allen Richtungen durchziehen, muss ja hin und wieder einem ein Theil abgeschnitten werden. Dass das freie Ende des abnorm kurzen Kreuzarms gar nicht das wirkliche Ende eines Chromosoms ist, dafür spricht ferner das Fehlen der charakteristischen Verlöthung der beiden Spalthälften an dieser Stelle. Von einer Verbindung eines grössern und eines der beiden kleinen Chromosomen zu einem Kreuz kann noch aus einem andern Grunde nicht die Rede sein. In den beiden Hälften der scheinbar abnormen Kreuze sind die Spalthälften beider Chromosomen gleich dick. Die aus der Verbindung der kleinen Chromosomen hervorgegangenen Kreuze sind aber nicht nur kürzer, sondern ihre Arme sind auch dünner als die der grossen Kreuze, wie die in Fig. 35 und 36 abgebildeten kleinen Kreuze erkennen lassen. In den Kreuzen, sowohl grossen wie kleinen, schreitet die Umbiegung nach aussen an den Berührungsstellen der Chromosomen allmählich weiter fort. Ein immer grösserer Theil der

Spalthälfte schiebt sich nach aussen vor, so dass der kürzere Kreuzarm sich bedeutend verlängert (Fig. 36). Schliesslich ergeben sich gleichschenklige Kreuze (Fig. 37). Gleichzeitig mit der Umformung der Figur geht auch eine Veränderung in der Beschaffenheit ihrer Theilstücke vor sich. Diese verlieren ihr rauhes, zackiges Aussehen und erscheinen jetzt völlig glatt. An den gleichschenkligen Kreuzen lässt sich nicht mehr feststellen, welche Spitzen den ursprünglich abgewendeten Enden der Chromosomen entsprechen. Denn die für diese charakteristische Verlöthung ist jetzt an den Enden aller Kreuzarme eingetreten. Die Anfangs langen und dünnen Arme der Kreuze fangen an, sich bedeutend zu verkürzen und zu verdicken. Es entstehen dadurch ebenfalls gleichschenklige, aber viel kürzere und gedrungenere Kreuze (Fig. 38). An ihnen erscheint die Verlöthung an den Enden der Kreuzarme meist wieder rückgebildet. Auch auf dem Stadium der gleichschenkligen Kreuze finden sich allerhand scheinbare Abweichungen von der Norm, die aber wieder als dieselben Figuren, nur in anderer Ansicht, zu deuten sind. Ich habe einige solche auf Fig. 39 abgebildet. Aehnliche Bilder und solche, wie sie Fig. 28, 31 und 35 aufweisen, finden sich in der Literatur über die Spermatogenese fast ausnahmslos als normale Zwischenstadien der Tetradenbildung aufgeführt. Lässt man hierbei nicht ausgiebige Kritik walten, so erschwert man sich die Arbeit unnütz. Denn die Vorgänge erscheinen dann viel complicirter und weniger gesetzmässig, als sie es in Wirklichkeit sind.

Kreuzförmige Figuren, die in allen wesentlichen Stücken den von mir geschilderten gleichen, treten als Vorstadien der Vierergruppenbildung bekanntlich in der Spermatogenese sehr vieler Thiere auf. Die Herausbildung der Tetraden aus den Kreuzen wird ganz allgemein folgendermaassen geschildert. Die 4 Theilstücke, die das Kreuz zusammensetzen und von denen je zwei die Längshälften eines Chromosoms bilden, verkürzen sich. Die Hälften des Kreuzes rücken darauf in der Weise aus einander, dass die zu einem Chromosom gehörigen Theilstücke mit einander in Zusammenhang bleiben. Durch weitere Verkürzung und Verdickung der Elemente entsteht dann die aus ovalen oder rundlichen Componenten zusammengesetzte Tetrade. Jede Dyade derselben entspricht also einem ursprünglichen Chromosom. Klarer als aus meinen Worten geht die Bildung der Vierergruppe aus der umstehenden Textfig. B hervor. Sie ist eine Reproduction nach Paulmier (1899), nur sind die Buchstaben von mir hinzugesetzt. Erwägungen, die ich erst am Schluss meiner Darstellung mittheilen kann,

haben mir eine wesentlich andere Auffassung über die Bildung der Tetraden bei meinem Object aufgenöthigt. Auf die kurzen gleichschenkligen Kreuze folgt bei *Syromastes* ein Stadium, das in Fig. 40a abgebildet ist. Zwei Arme des Kreuzes sind bedeutend kürzer, die andern etwas länger geworden. Noch grösser ist der Unterschied in der Länge der beiden Arme auf dem mit b bezeichneten Kreuz in derselben Fig. 40. Schliesslich ergeben sich Kreuze mit 2 sehr langen und 2 sehr kurzen Armen (Fig. 40c). Dabei sind gleichzeitig die 4 Theilstücke des Kreuzes bedeutend schlanker geworden. Auch zeigen die langen Arme an ihren Enden jetzt wieder eine Verlöthung. Die Kreuze ähneln jetzt sehr den weiter oben besprochenen (Fig. 33—36) Stadien, die direct auf die Aneinanderlagerung zweier Chromosomen folgten. Ein wichtiges Merkmal unterscheidet sie aber sicher von ihnen. Zeigten die Kreuze auf den Anfangsstadien eine rauhe, zackige Oberfläche, so sind ihre Contouren jetzt vollkommen glatt. Ohne diesen Unterschied wäre ein sicheres Unterscheiden der beiderlei Kreuze kaum möglich, besonders weil sich alle hier zu besprechenden Processe an den verschiedenen Chromosomen eines Kerns mit sehr verschiedener Schnelligkeit vollziehen und deshalb oft die verschiedensten Stadien neben einander zur Beobachtung kommen. Die Hälften der Kreuze fangen jetzt an, aus einander zu rücken. Dabei werden die kurzen Arme immer kleiner und verstreichen endlich ganz. Aus dem Kreuz ist so allmählich eine Vierergruppe geworden, die sich aus 4 lang gestreckten Elementen zusammensetzt. Fig. 41a, b, c lässt diese Vorgänge gut erkennen. Die Theilstücke der Tetrade verkürzen sich jetzt zu ovalen Chromatinkörpern (Fig. 41d). Die in der Spermatogenese von *Syromastes* zur Tetradenbildung führenden Vorgänge gleichen also scheinbar fast vollkommen denen, welche PAULMIER bei *Anasa* beobachtet hat. Argumente, die ich erst später mittheilen kann, zwingen mich aber zu einer ganz andern Deutung der einschlägigen Bilder. Ich lasse die Chromosomen aus der Kreuzfigur nicht, wie PAULMIER und alle andern Autoren, in der Richtung der ursprünglichen Längsaxe aus einander weichen, sondern in jener der Queraxe. Ich nehme an, dass das Auseinanderbiegen der Enden, mit welchen die beiden längs gespaltenen

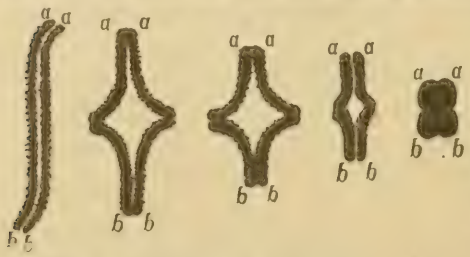


Fig. B. Bildung der Tetraden von *Anasa tristis* nach PAULMIER (1898—99).

Chromosomen zusammentraten, nach Ausbildung der kurzen, gleichschenkligen Kreuze noch weiter fortschreitet, bis es schliesslich zur Umwandlung des Kreuzes in eine Tetrade führt. Die Dyade entspricht somit nicht einem der ursprünglichen Chromosomen, sie setzt sich vielmehr aus zwei ungleichmässigen Hälften zusammen, die von 2 verschiedenen Chromosomen herrühren. Schneller und besser als eine Darstellung in Worten wird ein Vergleich der Textfigg. B und C den fundamentalen Unterschied meiner Auffassung von derjenigen Paulmier's (1899) und der andern Forscher klar machen. Man könnte mir entgegenhalten, dass der von mir aus den Thatsachen erschlossene Modus der Tetradenbildung auf einer willkürlichen, durch nichts bewiesenen Annahme beruhe. Dasselbe gilt aber auch von der bis jetzt allgemein angenommenen Bildungsweise. Sichere Anhaltspunkte dafür, nach welcher Richtung die Hälften der Kreuze aus einander weichen, lassen sich aus den beobachteten Figuren nicht entnehmen.

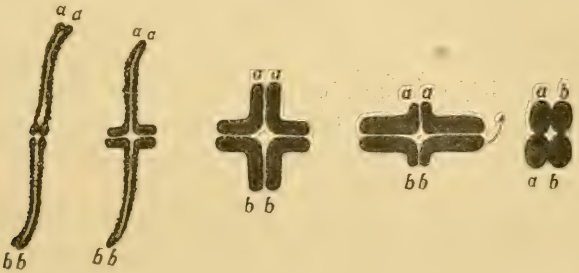


Fig. C. Bildung der Tetraden von *Syromastes marginatus*.

Ich hoffe, für die Richtigkeit meiner Auffassung in einem folgenden Abschnitt meiner Arbeit noch stichhaltigere Gründe anführen zu können. An dieser Stelle will ich nur noch auf einen Punkt hinweisen, der mir eine Stütze für meine Auffassung zu enthalten scheint. Nach der bisherigen Deutung weichen die Chromosomen, nachdem ihre sich berührenden Enden sich zur Bildung der Kreuze so weit nach aussen ausgebogen haben, dass jede Spalthälfte einen rechten Winkel mit gleich langen Schenkeln bildet, wieder in der Richtung der ursprünglichen Längsaxe aus einander. Der ganze Vorgang wird also wieder rückgängig gemacht. Eine einigermaassen plausible Erklärung für die Bedeutung der so auffallenden und regelmässigen kreuzförmigen Figuren lässt sich bei dieser Auffassung nicht geben. Denn für die Ausbildung von Tetraden mit gleichnamigen Componenten der Dyaden genügte das einfache Zusammentreten und nachherige Verkürzung zweier längs ge-

spaltener Chromosomen. Stellen wir uns dagegen auf meinen Standpunkt, so haben alle thatsächlich beobachteten Processe ihren guten Sinn. Der die Bildung der Kreuze einleitende Vorgang schreitet stetig fort und führt zur Ausbildung von Tetraden, in denen jede Dyade sich aus zwei ungleichnamigen Stücken zusammensetzt. Es haben also die beiden Chromosomen gegenseitig ihre Spalthälften ausgetauscht. Dieser Austausch wird durch die Ausbildung der Kreuze in ebenso einfacher wie sicherer Weise bewirkt. Ist es nun auch gewiss falsch, an der Wirklichkeit eines Naturprocesses zu zweifeln, weil seine physiologische oder biologische Bedeutung noch nicht klargestellt ist, so halte ich mich doch für berechtigt, in unserm Fall derjenigen von den beiden Deutungen den Vorzug zu geben, die es gestattet, den Thatsachen ohne Zwang eine einleuchtende und einfache Erklärung zu geben. Ich werde daher der Darstellung des weitern Verlaufs der Spermatogenese meine Auffassung von der Bildungsweise der Tetraden zu Grunde legen und will jetzt in der Beschreibung meiner thatsächlichen Befunde fortfahren. Die beiden kleinen Chromosomen machen die zur Bildung der Tetraden führenden Processe in ganz derselben Weise durch wie die grossen. Ich kann daher auf eine eingehende Schilderung verzichten. Fig. 38k, 42k und 43k zeigen einige wichtige Stadien aus der Umbildung des kleinen Chromosomenpaars. Schliesslich finden wir im Kern eine Anzahl Vierergruppen, von denen eine kleiner ist als die andern. Die Gesammtzahl der Tetraden beträgt 10, 9 grosse und eine kleine. In der Spermatogonie konnte ich 22 Chromosomen zählen, 20 grössere und 2 kleinere. Wenn diese nach der letzten Vermehrungstheilung in die Synapsis eintreten, isoliren sich 2 von den grössern Chromosomen. Sie bleiben auch ferner an all den Umbildungen unbetheiligt, denen die andern unterliegen. Dagegen treten sie zur Bildung des Chromatinnucleolus zusammen. Sehen wir einstweilen also von diesen beiden Chromosomen ab, so entspricht jede Tetrade der Spermatocyte erster Ordnung zwei Chromosomen der Spermatogonie. Gelang es mir also in der Spermatocyte erst jetzt, eine exacte Zählung auszuführen, so genügt diese, wie mir scheint, um im Verein mit den übrigen Beobachtungen darzuthun, dass von der Spermatogonie bis zur Tetradenbildung in der Spermatocyte erster Ordnung Identität der Chromosomen besteht und dass wirklich jede Tetrade 2 Chromosomen der Spermatogonie entspricht. Ich habe jetzt noch das Schicksal des Chromatinnucleolus während der Periode der Tetradenbildung nachzuholen. Ungefähr während des Stadiums der langen Kreuze mit zackiger Oberfläche verliert er seine Vacuole

(Fig. 35 *cn*). Dadurch büsst er wesentlich an Grösse ein. Ein ähnliches Kleinerwerden des Chromatinnucleolus beschreibt auch Montgomery für *Euchistus*. Bald zerfällt er jetzt in zwei gleich grosse, rundliche Chromatinelemente. Diese liegen Anfangs nahe bei einander an der Kernmembran (*cn* in Fig. 33, 37—40, 43). Nach der vollständigen Ausbildung der Vierergruppen weichen sie aus einander und vertheilen sich im Kern (*cn* in Fig. 42). Wir haben jetzt also ausser den Tetraden noch zwei Chromatinelemente. Jedes von ihnen entspricht, wie ihre Entstehung beweist, einem der grössern Chromosomen der Spermatogonien. Während aber die 18 andern durch je eine Dyade repräsentirt werden, sind sie ungetheilt. Ihre Grösse entspricht ziemlich genau der Hälfte einer Dyade. Sie haben sich eben nicht an dem Wachsthum ihrer Schwesterchromosomen betheiligt, sondern lagen unterdessen, zu dem Chromatinnucleolus vereinigt, an der Kernmembran. Während des Beginns der Kreuzbildung habe ich auch die ersten Centriolen in den Spermatocyten beobachtet, und zwar aussen an der Kernmembran (Fig. 35). Ihr Auftreten ist offenbar nicht in allen Zellen gleichzeitig. Denn gerade in der jüngsten Spermatocyte, in der ich es entdecken konnte, war das Centriol schon getheilt. Andere Zellen dagegen, in denen die Vorgänge im Kern schon bedeutend weiter vorgeschritten waren, enthielten noch ungetheilte Centriolen (Fig. 38 u. 40). Ob sie aus dem Kern oder aus dem Plasma stammen, konnte ich nicht feststellen. Ebenso will ich nicht stricte behaupten, dass die Centriolen wirklich in der Spermatocyte erster Ordnung neu entstehen und nicht doch noch aus der Spermatogonie stammen. Nachdem die Centriolen sich getheilt haben, treten die Tochtercentriolen ihre Wanderung an die entgegengesetzten Pole des Kernes an (Fig. 41, 42). Schliesslich, nach beendeter Tetradenbildung, liegen sie an den Kernpolen in einer kleinen Einbuchtung der Kernmembran. Diese Einbuchtung ist wohl als erste Andeutung für die Auflösung der Membran zu betrachten. Denn binnen Kurzem beginnt der Kern der Spermatocyte erster Ordnung sich zur ersten Reifungstheilung vorzubereiten.

e) Erste Reifungstheilung.

Nachdem die Kernmembran geschwunden ist und die Bildung der Spindel angefangen hat, beginnen die Tetraden sich zur Aequatorialplatte zu ordnen (Fig. 44—46). Die beiden, nicht längs gespaltenen, Chromosomen, die aus dem Chromatinnucleolus hervorgingen, liegen Anfangs noch weit von einander (Fig. 44); allmählich nähern sie sich (Fig. 45) und berühren sich schliesslich (Fig. 47). An jede Dyade

heften sich 2 Spindelfasern an, und zwar an jede Längshälfte eine. Mit den ungespaltenen Chromosomen tritt dagegen nur je eine Spindelfaser in Verbindung [1]). Am spätesten nimmt gewöhnlich die kleine Tetrade ihren Platz in der Aequatorialplatte ein. Oft sieht man sie noch, wenn alle andern Tetraden und die beiden Einzelchromosomen bereits in Reih und Glied stehen, weit von ihnen, neben einem Centriol (Fig. 48). Es wird dadurch zuweilen der Anschein erweckt, als sollte die ganze Tetrade bei der bevorstehenden Theilung in die eine Tochterplatte mit aufgenommen werden. Dies ist aber sicher nicht der Fall. Vor Beginn der Theilung gelangt auch die kleine Tetrade in die Aequatorialplatte, wenn sie hier auch oft nicht so regelmässig gelagert ist wie die grossen. Auch andere Unregelmässigkeiten machen sich geltend. Nicht selten findet man in einer Theilungsfigur Tetraden, die noch nicht die definitive Ausbildung erreicht haben. Sie sind gleichsam auf einem frühern Stadium von der Theilung überrascht worden. So zeigt Fig. 49 eine Tetrade in Seitenansicht, deren Dyaden noch ganz lang gestreckte Gestalt haben. Auf Fig. 50 liegen in der Theilungsfigur sogar noch 2 kurze, gleichschenklige Kreuze, ein grosses in der Aequatorialplatte und das kleine nahe am Centriol. Schon Seitenansichten des Monasterstadiums lassen erkennen, dass die beiden Einzelchromosomen die Mitte der Aequatorialplatte einnehmen (Fig. 47 bis 49), während die kleine Tetrade immer eine seitliche Lage hat. Noch deutlicher tritt die charakteristische Gruppirung der Chromosomen bei Polansicht hervor (Fig. 51 u. 52). Die 9 grossen Tetraden bilden einen sehr regelmässigen Kreis. In seinem Centrum liegt das eine, vom Pol her sichtbare, der beiden aus dem Chromatinnucleolus hervorgegangenen Chromosomen. Ausserhalb des von den grossen Tetraden gebildeten Kreises liegt die kleine. Ihre Lage ist oft nicht ganz regelmässig. Sie liegt nicht selten etwas quer, so dass ihre Zusammensetzung aus 4 Chromatinelementen deutlich zu erkennen ist. Dieser Umstand ist in so fern für die Untersuchung günstig, da er eine Verwechslung der kleinen Tetrade mit dem im Centrum gelegenen Chromosom verhütet. Die grossen Tetraden lassen in Polansicht

1) Wenn ich im Text von Spindel- oder Lininfasern spreche, will ich damit durchaus nichts über die wahre Natur dieser Gebilde aussagen und mich vor allem nicht in Gegensatz zu der Auffassung von Bütschli (1898) und Rhumbler (1899) und der ähnlichen von Vejdovsky u. Mrazek (1903) setzen. Eigene Untersuchungen über diesen Punkt habe ich nicht angestellt: ich halte mich deshalb für berechtigt, einen bequemen und längst eingebürgerten Namen zu gebrauchen.

Anfangs in der Mitte eine deutliche Einschnürung erkennen (Fig. 51). Später verschwindet diese (Fig. 52). Die Vereinigung der Dyadenhälften wird offenbar allmählich eine engere. Abweichungen von der regulären Gestalt der Aequatorialplatte kommen nur sehr selten vor. So fand ich einige Fälle, in denen die kleine Tetrade an der Bildung des Kreises theilnimmt (Fig. 53). In solchen Fällen lag dann eine grosse Tetrade innerhalb des Kreises, neben dem centralen Chromosom. Oefters finden sich natürlich auch in Polansicht Tetraden, die noch nicht ganz fertig gebildet sind (Fig. 54).

Wie oben erwähnt, stellen sich die Vierergruppen zur ersten Reifungstheilung so auf, dass die Enden der Dyaden den Spindelpolen zugekehrt sind. Die Tetraden werden also quer getheilt. Da aber nach meiner Auffassung die Spalthälften der ursprünglichen Chromosomen auf die beiden Dyaden vertheilt sind, wird durch die erste Reifetheilung doch eine Theilung der ursprünglichen Chromosomen nach dem Längsspalt bewirkt, wie eine Betrachtung der Fig. C beweist. Schon vor Beginn der Theilung der Aequatorialplatte haben sich die Centriolen nicht selten getheilt. Wenn die Dyaden anfangen aus einander zu weichen, bleiben sie durch je 2 chromatische Fäden mit einander verbunden (Fig. 55). Dieses gilt auch für die Hälften der kleinen Dyade. Die Anordnung der Fäden lässt deutlich erkennen, dass jeder zu einer Hälfte der Dyade gehört. Die beiden im Centrum gelegenen, nur einwerthigen Chromosomen sind dem entsprechend auch nur durch einen chromatischen Faden verbunden (Fig. 56). Dass es sich in der That um chromatische Fäden und nicht etwa um solche handelt, die nur aus dichterm Plasma bestehen, beweisen Karminpräparate, auf denen die Fäden ebenso roth gefärbt erscheinen wie die Dyaden (Fig. 57). Je mehr die Tochterplatten sich den Spindelpolen nähern, um so länger werden die chromatischen Fäden (Fig. 58 u. 59). Aber auch an den Dyaden macht sich jetzt eine Veränderung geltend. Waren sie bisher deutlich zweitheilig, so verschmelzen sie allmählich, je mehr sie sich den Spindelpolen nähern, zu einheitlichen runden Elementen, an denen nur die beiden chromatischen Fäden auf ihre frühere Zusammensetzung hindeuten (Fig. 60). Die beiden aus dem Chromatinnucleolus hervorgegangenen Chromosomen sind nach wie vor nur durch einen Faden verbunden (Fig. 61). Aehnliche chromatische Fäden finden sich auch auf den entsprechenden Stadien bei den andern Hemipteren und sind auch von andern Thieren bekannt. Wenn die Tochterplatten sich den Spindelpolen nähern, zeigen die chromatischen Fäden in der Mitte eine deutliche Krümmung nach aussen, auf die

ich später noch zu sprechen komme (Fig. 60 u. 61). Betrachten wir eine Tochterplatte bei Polansicht, so zeigen die Dyaden noch dieselbe regelmässige Anordnung wie früher die Tetraden. Anfangs sind die 9 den Kreis bildenden Dyaden noch deutlich von einander getrennt (Fig. 62), später legen sie sich zu einem Ring an einander (Fig. 63). Im Centrum liegt mit derselben Regelmässigkeit wie früher das ungespaltene Chromosom und ausserhalb des Kreises die kleine Dyade. Diese lässt jetzt ihre Zusammensetzung aus zwei selbständigen Hälften ebenso wenig erkennen wie die grossen Dyaden. Der von den grossen Dyaden gebildete Kreis ist viel enger und kleiner als der entsprechende im Monasterstadium. Je mehr die Tochterplatten sich den Spindelpolen nähern, um so mehr drängen sie sich zusammen, was sich auch an Seitenansichten von Dyasterstadien erkennen lässt (Fig. 64—66). Mit dieser successiven Verkleinerung der Tochterplatten hängt wahrscheinlich auch die Biegung der ursprünglich gerade gestreckten chromatischen Fäden zusammen. Ich nehme an, dass die Mittelpunkte der Fäden von Anfang an an bestimmten Stellen des Zellplasmas fixirt sind. Drängen sich nun in den Tochterplatten die Chromatinelemente zusammen, so müssen die Enden der Fäden nach innen gebogen werden. Dadurch wird der Anschein erweckt, als würden die Fäden in der Mitte nach aussen gekrümmt. Für die Zulässigkeit dieses Erklärungsversuchs der sonst räthselhaften Erscheinung spricht noch Folgendes. Wenn die Tochterplatten in der Nähe der Spindelpole angelangt sind, reissen die chromatischen Fäden an ihren Enden ab und fangen an zu degeneriren (Fig. 64). Ihre Reste ziehen sich dann nach den Mittelpunkten zusammen und bilden hier später, bei der Zelltheilung, eine Zellplatte (Fig. 65). Mit dem Verschwinden der chromatischen Fäden werden die sehr zarten Lininfäden der Centralspindel sichtbar (Fig. 65 u. 66), die bis dahin von jenen verdeckt wurden. Wenn die Tochterplatten die Spindelpole erreicht haben, gehen die Spindelfasern zu Grunde. Hierin unterscheidet sich *Syromastes* wesentlich von den andern Hemipteren, bei denen nach den übereinstimmenden Angaben Henking's, Montgomery's und Paulmier's die Spindel der ersten Reifungstheilung erhalten bleibt und noch bei der zweiten fungirt. Die Centriolen theilen sich, wie erwähnt, schon während des Monasterstadiums. Die Tochtercentriolen beginnen dann bald aus einander zu weichen (Fig. 60, 61 u. 64). Sie gelangen schliesslich an entgegengesetzte Punkte der Peripherie der kreisförmigen Tochterplatten (Fig. 65). Diese ziehen sich jetzt in der die beiden Centriolen verbindenden Axe etwas in die Länge (Fig. 66 u. 67), so dass sie

elliptische Gestalt annehmen (Fig. 68). Die sich unterdessen abspielende Zelltheilung bietet keine bemerkenswerthen oder vom allgemeinen Typus abweichenden Erscheinungen dar. Sie beginnt mit einer ringförmigen Einschnürung um die Mitte des Zelleibes (Fig. 64). Bald gesellt sich dazu eine zarte quere Scheidewand (Fig. 65). Die Einschnürung schneidet dann tiefer ein, bis zu völliger Durchtheilung der Zelle (Fig. 66 u. 67). Die aus den Resten der chromatischen Fäden entstandene Zellplatte bleibt nicht lange erhalten.

f) Zweite Reifungstheilung.

Schon vor völligem Abschluss der Zelltheilung beginnen die Tochterplatten in der Spermatocyte erster Ordnung eine Drehung, die wahrscheinlich durch die neben ihnen liegenden Centriolen bedingt wird (Fig. 68). Im weitern Verlauf dieser Drehung kommen die Centriolen wieder fast an die Stelle der frühern Spindelpole zu liegen (Fig. 69). Die Spindelaxe der zweiten Reifungstheilung steht also nicht senkrecht zu jener der ersten, wie es sonst oft beobachtet worden ist. Wenn die Zelltheilung vollendet ist, bildet sich um die Centriolen in der Spermatocyte zweiter Ordnung eine neue Spindel (Fig. 69). Gleichzeitig beginnt eine Auflockerung der von der ersten Reifungstheilung herrührenden Tochterplatten. Bald liegen die Chromatinelemente weit im Zellplasma zerstreut (Fig. 70). Die Mehrzahl von ihnen (auf Schnitten kommen natürlich nie alle auf einmal zu Gesicht) lässt in der Mitte eine quere Einschnürung erkennen. Ausserdem sind sie aber auch an ihren Enden etwas eingekerbt, was auf eine Längsspaltung hinweist. Schon dieser Befund macht es unwahrscheinlich, dass bei *Syromastes* bei der zweiten Reifungstheilung die Dyaden weiter in ihre ursprünglichen Längshälften zerlegt werden. Ich sehe mich zu der Annahme gezwungen, dass abweichend von allem, was sonst über die Spermatogenese der Insecten bekannt ist, bei der zweiten Reifungstheilung die Dyaden quer getheilt werden. Dagegen bleibt ihre Zusammensetzung aus zwei Hälften bestehen. Diese sind ja aber nicht gleichnamig, sondern stammen, wie ich oben darzuthun versuchte, von 2 verschiedenen Chromosomen. Das bisher Gesagte gilt nur für die 9 grossen Dyaden. Die kleine (Fig. 70 *k*) zeigt zwar auch die Einkerbung an ihren Enden, die ich als Andeutung von Längsspaltung auffasse; dagegen fehlt ihr die quere Einschnürung. Das eine vom Chromatinnucleolus abstammende einheitliche Chromosom (Fig. 70 *cn*), ist in der Mitte ebenso deutlich eingeschnürt wie die grossen Tetraden. Es wird also bei der zweiten Reifungstheilung ebenfalls quer getheilt. Aus ihrer zerstreuten Anordnung gruppiren sich die Chromatinelemente

jetzt wieder zur Aequatorialplatte (Fig. 71 u. 72). Die kleine Dyade tritt aber in diese nicht ein, sondern bleibt neben ihr in der Nähe eines Centriols liegen. An die Enden jeder grossen Tetrade treten jetzt, ganz wie bei der ersten Reifungstheilung, 2 Spindelfasern heran. Die kleine Dyade tritt dagegen nur mit einem Centriol in Verbindung, aber ebenfalls durch 2 Spindelfasern (*k* in Fig. 71 u. 72). Das aus dem Chromatinnucleolus stammende Chromosom ist mit beiden Centriolen verbunden; aber an jeden seiner Pole setzt sich nur eine Spindelfaser an (Fig. 73 *cn*). Es verhält sich also ebenso wie bei der ersten Reifungstheilung. Die Aequatorialplatten der zweiten Reifungstheilung enthalten nur je 10 Chromatinelemente (Fig. 74—77). Die kleine Dyade nimmt ja normaler Weise nicht an ihrer Bildung Theil. Die Anordnung der Chromatinelemente ist lange nicht so regelmässig wie bei der ersten Reifungstheilung. Zwar bilden gewöhnlich mehrere Dyaden einen Kreis. Seine Mitte wird aber oft von einer grossen Dyade eingenommen, neben welcher zuweilen das kleine Chromatinelement liegt (Fig. 74—76). Auch kann dieses in der Peripherie des Kreises liegen (Fig. 75 u. 76). Nur selten liegt es allein in seinem Innern, wenn auch nicht genau im Centrum (Fig. 77). Beim Beginn der zweiten Reifungstheilung brechen die in der Aequatorialplatte vereinigten Elemente an der eingeschnürten Stelle durch. Wenn ihre Hälften beginnen nach den Spindelpolen aus einander zu weichen, so spannen sich zwischen ihnen ganz gleiche chromatische Fäden aus wie bei der ersten Reifungstheilung. Und zwar kommen wieder auf jede grosse Dyade 2, auf das kleine einheitliche Chromosom nur ein solcher Faden (Fig. 78). Die kleine Dyade betheiligt sich an der Theilung nicht, sondern sie geht ungetheilt an einen Pol der Theilungsfigur (Fig. 78—81). Sie eilt dabei den Tochterplatten beträchtlich voraus. Durch ihr ganzes Verhalten documentirt sie sich also als „accessorisches Chromosom". Und als solches werde ich sie hinfort bezeichnen. Die chromatischen Fäden verhalten sich bei der zweiten Reifungstheilung genau so wie bei der ersten (Fig. 78—81). Alles dort Gesagte gilt für sie also auch hier. Aus ihren Resten geht ebenfalls eine Zellplatte hervor (Fig. 82). Ebenso wie bei der ersten Reifungstheilung verschwindet an den grossen Dyaden, wenn sie sich den Spindelpolen nähern, jede Andeutung einer Längstheilung (Fig. 79 u. 80). Sie sind jetzt definitiv zu einheitlichen Chromosomen verschmolzen. Auch die Zelltheilung (Fig. 81—83) verläuft ganz wie bei der ersten Reifungstheilung. Dagegen wird, wie schon aus Obigem hervorgeht, das Chromatin ungleich vertheilt. Je eine von 2 jungen Spermatiden er-

hält ausser der Tochterplatte mit ihren 10 Chromosomen noch das accessorische (Fig. 82 u. 83). In diesen chromatinreichern Spermatiden wird das accessorische Chromosom, das ursprünglich ganz in der Nähe des Centriols lag (Fig. 81 u. 82), später durch die nachrückende Tochterplatte zur Seite gedrängt und liegt jetzt neben dieser (Fig. 83). In Polansicht (Fig. 84 u. 85) finden wir in solchen Spermatiden jetzt einen unregelmässig gestalteten Ring, der von 9 Chromosomen gebildet wird. In seiner Mitte befindet sich entweder das kleine, vom Chromatinnucleolus stammende Chromosom oder eines von den 9 grossen. Das accessorische, das an Volumen jetzt den grossen Chromosomen gleicht, liegt in einiger Entfernung neben dem Ring. In den chromatinärmern Spermatiden finden sich dagegen im Ganzen nur 10 Chromosomen. Auch sie bilden einen Ring. Sie sind aber enger zusammengedrängt, und im Innern des Ringes liegen oft 2 Chromosomen, ein grosses und das kleine (Fig. 86). Die in Fig. 85 und 86 abgebildeten Spermatiden sind 2 Schwesterzellen, die von einer Spermatocyte zweiter Ordnung abstammen.

g) Ausbildung des Spermatozoenkerns.

Nach Vollendung der zweiten Reifungstheilung verschwindet die Zellplatte bald. Dagegen bleibt ein ansehnlicher Spindelkörper lange erhalten (Fig. 87) und nimmt offenbar an dem Aufbau des Spermatozoons Theil. Ich werde im Folgenden die Plasmastructuren der Spermatiden, Idiozome, Mitochondrien, Nebenkerne und ihre Verwendung bei der Ausbildung der Bestandtheile des Spermatozoons ausser Betracht lassen, da ich einen wichtigen Theil von ihnen, die Dotterschollen, wegen der von mir benutzten Fixirungsmethode nicht untersuchen konnte.

Nachdem sich die Spermatocyte zweiter Ordnung getheilt hat, liegen in den jungen Spermatiden die Tochterplatten als ziemlich compacte Chromatinmassen (Fig. 87). In der einen Hälfte der Spermatiden bemerkt man neben ihnen das accessorische Chromosom (*ac* in Fig. 87). Bald bildet sich um die Chromatinmasse eine farblose Kernvacuole (Fig. 88). Diese wird dann von einer Kernmembran umgeben (Fig. 89 u. 90). Die Spermatide enthält jetzt also einen echten, bläschenförmigen Zellkern. Die aus den Tochterplatten hervorgegangene Chromatinmasse liegt der Membran eng an. Sie beginnt sich sichtbar aufzulockern, gewinnt dadurch an Ausdehnung und nimmt fast die Hälfte des Kerns ein. Das accessorische Chromosom (*ac* in Fig. 89) liegt ihr gegenüber, ebenfalls nahe an der Kernmembran. Ich werde

mich von jetzt an auf die Besprechung der mit einem accessorischen Chromosom ausgestatteten Spermatiden beschränken. Die Auflockerung des Chromatins schreitet weiter fort; es nimmt jetzt den grössern Theil des Kerns ein (Fig. 91) und lässt nur an der einen Seite einen verhältnissmässig kleinen Raum frei, in dem das accessorische Chromosom liegt. An diesem (*ac* in Fig. 91) ist jetzt zuweilen seine Zusammensetzung aus zwei Hälften durch eine Einschnürung in der Mitte wieder zu erkennen. Das übrige Chromatin lockert sich noch weiter auf und fliesst darauf zu unregelmässigen, mannigfaltig gestalteten, ziemlich voluminösen Elementen zusammen (Fig. 92 u. 93). Zwischen ihnen liegen allerlei grössere und kleinere Chromatinbrocken. Es ergeben sich so Bilder, die den Anschein erwecken können, als werde es wieder zu einer Ausbildung individualisirter Chromosomen kommen. Doch glaube ich nicht, dass dem Vorgang diese Bedeutung zukommt. Jeden Falls handelt es sich nur um eine ganz vorübergehende Erscheinung. Bald zerfallen die grössern, etwa stäbchenförmigen Stücke wieder in eine Menge unregelmässiger Brocken (Fig. 94). Das accessorische Chromosom nimmt an den geschilderten Veränderungen nicht Theil, sondern behält seine frühere Gestalt bei (*a* in Fig. 92—94). Doch ist dieses Stadium das letzte, auf dem es als isolirtes Element zu erkennen ist. Bald verschwindet es spurlos; er zerbröckelt offenbar ebenso wie das übrige Chromatin zu kleinen Partikeln. Die Spermatiden erleiden jetzt eine auffallende Umordnung. Lagen sie bisher regellos in der Spermatocyste zerstreut, ihren ganzen Hohlraum erfüllend, so ziehen sie sich jetzt alle an die Cystenwand zurück und bilden so eine Schale um die Mitte der Cyste, die von Zerfallsproducten des Zellplasmas der Spermatiden erfüllt ist. Denn von diesem geht ein beträchtlicher Theil während des Auswachsens der Spermatide zum Spermatozoon zu Grunde. Die Aenderung der Lagebeziehungen in der Spermatocyste macht sich auch in der Gestalt der einzelnen Zellen geltend. Hatten diese früher unregelmässig rundliche bis ovale Umrisse, so erscheinen sie jetzt, Anfangs allerdings nur unbedeutend, in die Länge gestreckt. Ihr eines Ende, das in das Innere der Cyste vorragt, ist abgerundet und spitzt sich später mehr und mehr zu; das andere wird von der Cystenwand begrenzt und ist gerade abgestutzt (Fig. 95 ff). Dadurch, dass die Spermatiden sich alle an der Cystenmembran zusammendrängen und die Mitte der Cyste frei lassen, wird der für das Auswachsen des Schwanzfadens nöthige Raum geschaffen. Während dieses beginnt, tritt eine nochmalige Condensirung des Chromatins ein. Dieser ordnet sich jetzt zu einer An-

zahl grosser, rundlicher Stücke an. Sie liegen meist an der Kernmembran (Fig. 96). Zwischen ihnen sind kleinere Partikel in wechselnder Zahl und Grösse vorhanden. Der Kern der Spermatide verkleinert sich dabei beträchtlich. Dieser Vorgang schreitet bis zur völligen Ausbildung des Spermatozoons immer weiter fort. Dabei werden auch die grossen Chromatinpartikel immer kleiner, wie Fig. 97 und 98 erkennen lassen. Die Kernmembran wird stärker. Und während sie bisher auf Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin und Eosin behandelt wurden, einen hell röthlichen Ton hatte (Fig. 97), erscheint sie von jetzt an tief schwarz (Fig. 98). Es muss also auch in ihrer chemisch-physikalischen Beschaffenheit eine Aenderung vor sich gehen. Auch das Kernplasma, das auf allen frühern Stadien gegen alle Farbstoffe unempfänglich war und farblos erschien, ändert jetzt sein Aussehen. Es nimmt einen hell bräunlichen Ton an (Fig. 99), der allmählich immer dunkler wird (Fig. 100—102). Gleichzeitig wird sein Gehalt an organisirtem Chromatin immer geringer. Die grössern Partikel nehmen an Zahl zusehends ab (Fig. 99 u. 100) und verschwinden schliesslich ganz (Fig. 101). Wenn der Kern der Spermatiden anfängt sich in die Länge zu strecken (Fig. 102), sind nur noch Spuren von Chromatinpartikeln vorhanden. Der Kern erscheint wie mit einer dunklen Flüssigkeit imbibirt. Besonders dunkel gefärbt sind die Randpartien, während die Mitte des Kerns, in der die letzten selbständigen Chromatinpartikel liegen, etwas heller erscheint. Man kann sich des Eindrucks nicht erwehren, dass im Kern des Spermatozoons das gesammte Chromatin verflüssigt ist und das Kernplasma durchtränkt, oder aber, dass es so fein vertheilt ist, dass es auch bei Anwendung der stärksten Vergrösserungen homogen erscheint.

h) Riesenspermatiden.

Wie bei vielen andern Thieren ist auch bei den Hemipteren das Auftreten von abnorm grossen Spermatiden beobachtet. Sowohl Henking (1891) als Paulmier (1899) fanden solche, und zwar zerstreut zwischen normal grossen Zellen. Montgomery (1898) beobachtete bei *Euchistus* und *Tropicoris*, dass von den 6 Hodenfollikeln 2 nur abnorm grosse Zellen enthielten, die andern dagegen nur solche von normaler Grösse. Henking und Paulmier führen die abnorme Grösse der „Riesenspermatiden“ auf das Unterbleiben einer oder beider Reifungstheilungen zurück. Sie nehmen also an, dass Spermatocyten direct ohne Theilung zu Spermatozoen auswachsen. Montgomery (1898) glaubt, dass diese Erklärung für die von ihm untersuchten Fälle nicht zutrifft. Ich muss

aber gestehen, dass mir seine Ausführungen über diesen Punkt nicht hinreichend klar geworden sind. In seiner Hauptarbeit (1898) erklärt Montgomery ausdrücklich, dass beide Arten von Spermatocyten, die grossen und die kleinen, sich in Bezug auf die Reifungstheilungen und alle andern Stadien der Spermatogenese gleich verhalten. Er belegt dies auch mit Abbildungen. Der einzige Unterschied soll in der Grösse bestehen. In seiner Replik (1899) gegen Paulmier (1898) räumt er dagegen ein, dass bei seiner frühern Arbeit nur die abnorm grossen Spermatocyten die Grundlage für seine Untersuchungen über die Reductionstheilungen gebildet haben und er dadurch zu seiner ersten irrthümlichen Auffassung über den Reductionsmodus gekommen ist.

Die in den Hoden von *Syromastes* auftretenden Riesenspermatiden gleichen in Aussehen und Entstehungsmodus offenbar denen, welche Henking und Paulmier bei ihren Untersuchungsobjecten beobachtet haben. Auch bei *Syromastes* finden sich die abnormen Spermatiden in zwei verschiedenen Grössen. Die einen (Fig. 103 u. 104) haben ungefähr das doppelte Volum einer normalen Spermatide; die andern, viel seltnern, etwa das vierfache (Fig. 105). Dass wir es in der That mit Zellen zu thun haben, die dem Doppelten oder Vierfachen der normalen entsprechen, geht auch aus der Zahl einiger Zellorgane der Spermatide hervor. Zwar sind die Nebenkörper nur selten verdoppelt (Fig. 104). Meist ist nur ein, aber abnorm grosser vorhanden (Fig. 103 u. 105). Vier Nebenkörper habe ich kein einziges Mal beobachten können. Die Zahl der Axenfäden und somit der Centrosomen entspricht dagegen fast immer der Grösse der Zelle. Die kleinern Riesenspermatiden (Fig. 106) haben 2 Axenfäden, die grössern 4 (Fig. 107). Selten beobachtete ich kleinere Riesenspermatiden mit einem Axenfaden und grössere mit 2 Axenfäden. In beiden Fällen darf angenommen werden, dass eine Centrosomentheilung unterblieben ist. Auch fand ich einige grössere Riesenspermatiden mit 3 Axenfäden. Wenn hier nicht ein Axenfaden durch das Mikrotommesser entfernt war, müsste sich ein Centrosom getheilt haben, das andere nicht. Auch 2 Acrosome habe ich an Riesenspermatiden beobachtet (Fig. 108), dagegen nie 4. In der Erklärung des Auftretens von abnormen Spermatiden stimme ich mit Henking und Paulmier überein. Für die grössern, mit 4 Axenfäden ausgestatteten, nehme ich wie die genannten Forscher an, dass eine Spermatocyte erster Ordnung sich direct, ohne Theilungen, zur Spermatide umgewandelt hat. Dass das thatsächlich vorkommt, dafür sprechen Bilder wie Fig. 109. Es

finden sich nicht ganz selten in Spermatocysten, die sonst nur Spermatocyten erster Ordnung enthalten, welche noch am Anfang der Wachsthumsperiode stehen, Zellen, deren Kern eine Anordnung des Chromatins zeigt, wie sie für Spermatiden charakteristisch ist (Fig. 109). Aehnliche Zellen finden sich vereinzelt auch zwischen Spermatocyten erster und zweiter Ordnung auf allen Stadien. Sie werden dabei successive grösser, je älter die mit ihnen in eine Cyste eingeschlossenen normalen Zellen sind. Aus solchen Zellen gehen offenbar die grössern Riesenspermatiden mit 4 Axenfäden hervor. Für die kleinern sind zwei Entstehungsarten denkbar. Die häufigere wird wohl die sein, dass die Spermatocyte zweiter Ordnung sich nicht weiter theilt, dass also die zweite Reifungstheilung unterbleibt. Spermatocyten, die in ihrer Entwicklung hinter ihren Nachbarn zurückgeblieben sind, kommen fast in jeder Cyste vor. Und nicht selten finden sich auch in Cysten, deren Zellen fast alle in der zweiten Reifungstheilung begriffen sind, einige Spermatocyten, die erst die erste Theilung absolviren. Sie sind von ihren Nachbarn nicht nur durch ihre Grösse leicht zu unterscheiden, sondern namentlich auch durch ihre charakteristische Theilungsfigur. Aus solchen Zellen, die durch irgend welche Einflüsse in der Entwicklung zurückgeblieben sind, geht wohl die Mehrzahl der kleinern Riesenspermatiden hervor. Für ihre Entstehung ist aber auch noch ein anderer Modus denkbar. Es könnte eine Spermatocyte die erste Reifungstheilung überspringen und sich gleich nach dem Typus der zweiten theilen. Auch für diese Entstehungsart der kleinern Riesenspermatiden konnte ich einige Belege finden. Es kommen nämlich, allerdings sehr selten, Zellen vor, die augenscheinlich in der zweiten Reifungstheilung begriffen sind oder diese eben hinter sich haben, die aber durch ihre abnorme Grösse auffallen. Fig. 110 stellt eine solche Zelle dar. Neben der Tochterplatte liegt das accessorische Chromosom. Um beide ist schon eine Kernvacuole gebildet. Neben dieser findet sich ein Nebenkörper. Alle Anzeichen sprechen dafür, dass die eben abgelaufene Theilung nach dem Typus der zweiten Reifungstheilung vor sich ging. Der Kern übertrifft aber einen normalen Spermatidenkern ungefähr um das Doppelte, wie ein Vergleich mit Fig. 88 erweist, die eine normale Spermatide auf demselben Stadium zeigt. Es liegt also der Schluss sehr nahe, dass auch hier eine Zelltheilung unterblieben ist, und zwar die erste Reifungstheilung.

Sind nun die Riesenspermatiden functionsfähig? Ich glaube, diese Frage unbedingt verneinen zu müssen. Es hiesse, die ganze Fülle der Forschungen über das Wesen der Reifungserscheinungen ausser Acht

lassen, wollte man annehmen, dass Spermatozoen mit unreducirtem Chromatin fähig sein sollten, die Befruchtung zu vollziehen. Auch sind die Mikropylcanäle an den Eiern der Insecten in der Regel so eng, dass wenigstens den grössern Riesenspermatiden das Eindringen in das Ei schon deshalb unmöglich sein dürfte. Ich glaube daher, dass sie functionsunfähig sind und zu Grunde gehen. Degenerirende und bereits fast völlig zerfallene Spermatozoen finden sich zudem in den Endabschnitten der Hodenfollikel immer in grosser Zahl.

i) Zusammenfassung und theoretische Verwerthung der Resultate.

Fassen wir die wichtigsten Befunde noch einmal in einer Uebersicht zusammen, so ergiebt sich folgender Verlauf der Spermatogenese von *Syromastes marginatus*. Die Kerne der Spermatogonien enthalten 22 Chromosomen. Von diesen fallen 2 durch geringe Grösse auf. Nach Ablauf der letzten Spermatogonientheilung treten im Kern der jungen Spermatocyte erster Ordnung die Chromosomen in die Synapsis ein. Hieran betheiligen sich aber 2 von den grössern Chromosomen nicht. Sie behalten ihre rundliche Gestalt bei und liegen dicht neben einander an der Kernmembran. Während der Synapsis wird durch Substanzabgabe von Seiten der Chromosomen ein Metanucleolus gebildet. Die Chromosomen selbst verschmelzen während der Synapsis zu einem einheitlichen Faden. Auf die Synapsis folgt also ein dichtes Spirem. Dieses wandelt sich in ein lockeres Spirem um, welches darauf in eine Anzahl fadenförmiger Chromosomen zerfällt. Zwei von ihnen fallen wieder durch geringe Grösse auf. Sie entsprechen den beiden kleinen Chromosomen im Kern der Spermatogonie. Alle fadenförmigen Elemente wachsen bedeutend in die Länge und gewinnen eine rauhe, zackige Oberfläche. Sie vertheilen sich an der Kernwand und heften sich mit einem oder beiden Enden an der Membran an. Unter Auflockerung des Chromatins wandeln sie sich in rundliche Complexe um. Unterdessen verschmelzen die beiden isolirten Chromosomen zu einem Chromatinnucleolus, in welchem bald eine helle Vacuole auftritt. Der Metanucleolus dagegen zerbröckelt und geht zu Grunde. Aus den rundlichen Chromatincomplexen differenziren sich wieder fadenförmige Chromosomen mit rauher, zackiger Oberfläche. Sie erscheinen jetzt aber längs gespalten. Zwei von ihnen fallen durch geringe Grösse auf. Je 2 Chromosomen legen sich mit ihren Enden an einander. Es conjugiren dabei immer gleichwerthige Chromosomen, grosse mit grossen, kleine mit kleinen. Indem sich an den Be-

rührungspunkten die Spalthälften quer zur Längsaxe nach aussen umbiegen, werden Kreuze mit 2 langen und 2 sehr kurzen Armen gebildet. Durch weiteres Fortschreiten dieses Processes entstehen gleichschenklige Kreuze mit langen, schlanken Armen. Die Oberfläche der Chromosomenhälfte ist unterdessen glatt geworden. Die Arme der Kreuze verdicken und verkürzen sich. Die Verlängerung der Kreuzarme quer zur ursprünglichen Längsaxe der conjugirten Chromosomen schreitet fort. So entstehen wieder ungleichschenklige Kreuze. Die kurzen Arme werden schliesslich ganz in die langen einbezogen. Durch Verkürzung und Verdickung der Elemente entstehen zuletzt Tetraden. Jede Dyade besteht aus zwei ungleichnamigen Hälften, die von 2 verschiedenen Chromosomen herstammen (Textfig. C). Die Chromosomen haben bei der Tetradenbildung ihre Spalthälften ausgetauscht. Während der Ausbildung der kreuzförmigen Figuren zerfällt der Chromatinnucleolus wieder in die beiden Chromosomen, aus denen er sich zusammensetzt. Die Spermatocyte enthält jetzt 9 grosse Tetraden, 1 kleine und 2 isolirte Chromosomen. Zur Aequatorialplatte stellen sich die Tetraden so auf, dass die Enden der Dyaden dem Spindelpol zugekehrt sind. Die beiden ungespaltenen Chromosomen treten ebenfalls in die Aequatorialplatte ein. Sie berühren sich mit einem Ende und kehren das andere dem Spindelpol zu. Wenn jetzt die Spindel gebildet wird, so treten an jede Dyade 2 Spindelfasern heran, je eine an eine Spalthälfte der Dyade. Die ungespaltenen Chromosomen sind dagegen nur durch je eine Spindelfaser mit den Spindelpolen verbunden. In Polansicht bilden die 9 grossen Tetraden einen Kreis. In seinem Centrum liegen die ungespaltenen Chromosomen. Die kleine Tetrade liegt ausserhalb des Kreises. Durch die jetzt erfolgende erste Reifungstheilung wird jede Tetrade in 2 Dyaden zerlegt. Wir haben es also anscheinend mit einer Quertheilung zu thun. Und als solche ist die erste Reifungstheilung bei andern Hemipteren von Henking (1891), Paulmier (1899) und Montgomery (1898) beschrieben worden. Da aber in unserm Fall jede Dyade sich aus 2 ungleichnamigen Stücken, den Spalthälften zweier verschiedener Chromosomen, zusammensetzt, vollzieht sich hier die erste Reifungstheilung thatsächlich nach dem Längsspalt (Textfig. C). Sie bewirkt eine Trennung der Längshälften jedes der in der Tetrade vereinigten Chromosomen. Wenn die Tochterplatten an die Pole wandern, bleiben die Dyaden noch lange durch chromatische Fäden in Verbindung, und zwar jede Dyade durch zwei. Je einer verbindet die Spalthälften der Dyaden. Die ungespaltenen Chromosomen sind nur durch einen chromatischen Faden

verbunden. Während der ersten Reifungstheilung haben sich die Centriolen getheilt und sind an die Seiten der Tochterplatten gewandert. Die Spindel wird rückgebildet. Die Dyaden und das ungespaltene Chromosom ordnen sich zu einer neuen Aequatorialplatte. An dieser betheiligt sich aber die kleine Dyade nicht. Die Dyaden lassen ihre Zusammensetzung aus 2 Elementen noch erkennen. Die grossen Dyaden weisen ausserdem um ihre Mitte eine quere Einschnürung auf. Eine solche zeigt auch das ungespaltene Chromosom. Wenn jetzt die neue Spindel gebildet wird, heften sich an jedes Ende der grossen Dyaden 2 Spindelfasern, an die Enden des ungespaltenen Chromosoms dagegen nur eine. Die kleine Dyade tritt nur zu einem Spindelpol in Beziehung, aber durch 2 Spindelfasern. Die Aequatorialplatte lässt in Polansicht nur 10 Chromatinelemente erkennen. Ihr fehlt ja die kleine Dyade, die abseits von ihr, nahe an einem Spindelpol liegt. Die Theilung vollzieht sich jetzt in der Weise, dass die grossen Dyaden und das ungespaltene Chromosom in der Mitte, an der Stelle der Einschnürung, durchbrechen. Sie werden der Quere nach halbirt. Die kleine Dyade geht dagegen ungetheilt in eine Spermatide über. Beim Auseinanderweichen der Tochterplatten bleiben die Hälften der grossen Dyaden durch je 2, jene des ungespaltenen Chromosoms durch einen chromatischen Faden in Verbindung. Eine quere Halbirung von Chromosomen erscheint von vorn herein wenig wahrscheinlich. Und in der That haben sich bis jetzt alle Fälle, in denen eine solche beschrieben wurde, als irrthümlich erwiesen. Ich habe mich daher Anfangs auch gegen eine derartige Annahme gesträubt. Im Verlauf meiner Untersuchung häuften sich aber die Argumente für ihre Richtigkeit so, dass ich mich für sie entscheiden musste, obgleich ich damit allen Forschern widersprechen muss, die vor mir über die Spermatogenese von Hemipteren gearbeitet haben. Diese nehmen bekanntlich an, dass bei der zweiten Reifungstheilung die Chromosomen, aus denen sich jede Dyade zusammensetzt, von einander getrennt und somit die Dyaden der Länge nach halbirt werden. Sie fassen also die zweite Reifungstheilung als Längstheilung auf. Dem widerspricht bei *Syromastes* schon die quere Einschnürung um die Mitte der grossen Dyaden, während gleichzeitig durch Einkerbungen an ihren Enden die Längsspaltung noch erkennbar ist. Diese erhält sich auch noch während der Theilung, wie das Verhalten der Spindelfasern beweist. Ich weiss sehr wohl, dass viele Forscher geneigt sind, der Zahl der Spindelfasern, die an ein Chromosom herantreten, kein grosses Gewicht beizumessen. Wenn aber ihr Verhalten so gesetz-

mässig ist wie in unserm Fall; wenn auch bei der ersten Reifungstheilung an das ungespaltene Chromosom sich nur eine anheftet, an alle Dyaden dagegen 2: dann dürfen auch ihre Zahlenverhältnisse bei der zweiten Reifungstheilung bei der Discussion nicht ausser Betracht gelassen werden.

Eine weitere Stütze für meine Theorie bilden die chromatischen Fäden. Auch von diesen spannen sich bei beiden Theilungen immer je 2 zwischen den von mir als zweiwerthig angenommenen Elementen aus. Ausserdem steht wenigstens für ein Chromatinelement die Thatsache der Halbirung unzweifelhaft fest. Das eine Chromosom, dessen ganze Vorgeschichte es mit Sicherheit als einwerthiges, ungespaltenes Element erkennen lässt, wird ja bei der zweiten Reifungstheilung ebenfalls getheilt, also der Quere nach in zwei Hälften zerlegt. Die Möglichkeit wenigstens der Halbirung muss deshalb auch für die Spalthälften der Dyaden zugegeben werden. Nach der zweiten Reifungstheilung hat die kleine, ungetheilt, als sog. accessorisches Chromosom, in eine Spermatide übergegangene Dyade dieselbe Grösse wie die mit ihr in einer Zelle liegenden Dyadenhälften. Die Spermatiden unterscheiden sich durch ihren Chromatingehalt. Die eine Hälfte besitzt 11, die andere 10 Chromosomen. Ich werde die chromatinärmern vorläufig nicht weiter berücksichtigen. Ich glaube nicht, dass sie für die Befruchtung in Betracht kommen, was ich am Schluss meiner Arbeit noch zu begründen versuchen werde.

Bei der Regeneration des Kerns der chromatinreichern Spermatiden wird das accessorische Chromosom in diesen aufgenommen. Es liegt Anfangs von dem übrigen Chromatin deutlich isolirt und löst sich später auf als die andern Chromosomen. Die Spermatide, und mithin bei der Befruchtung auch der männliche Vorkern, enthält, wie gesagt, 11 Chromosomen. Die Spermatogonien enthielten dagegen die doppelte Zahl, 22. Ebenso viele fand ich in der einzigen Gattung von somatischen Zellen, die ich untersuchen konnte, nämlich in den Follikelzellen der Eiröhren weiblicher Thiere. Die Aequatorialplatte einer solchen Zelle (Fig. 111) gleicht, abgesehen von ihrer Grösse, ganz der einer Spermatogonie. 22 Chromosomen bilden also die Normalzahl von *Syromastes marginatus*. Von diesen sind in beiden untersuchten Zellarten 2 nur etwa halb so gross wie die übrigen. Die Spermatiden enthalten die halbe Normalzahl und daher nur ein kleines Chromosom. Gleich dem Spermatidenkern muss, damit die Wiederherstellung der Normalzahl durch die Befruchtung möglich wird, auch der reducirte Eikern 11 Chromosomen enthalten, und zwar ebenfalls 10 grosse und

1 kleines. Ich kann den thatsächlichen Beweis hierfür nicht erbringen, da ich die Bildung der Richtungskörper nicht untersucht habe. Aber ausser zwingenden Gründen allgemeiner Natur kann ich einige Analogien anführen. HENKING (1891) fand im weiblichen Vorkern von *Pyrrhocoris* dieselbe Chromosomenzahl wie im männlichen. Auch stimmen nach MONTGOMERY (1904) bei *Anasa* wenigstens die Oogonien mit den Spermatogonien in der Zahl und auch in den Grössenverhältnissen der Chromosomen auf das Genaueste überein. Das ist für mich deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil *Anasa* in mehr als einer Beziehung sehr ähnliche Verhältnisse aufweist wie *Syromastes*. In beiden Fällen finden sich 22 Chromosomen als Normalzahl, 20 grosse und 2 kleine. Nach meiner Annahme muss also der erste Furchungskern 22 Chromosomen enthalten, von denen 11 von der Spermatide, 11 vom reifen Ei stammen. Denn nur auf diese Weise können die thatsächlich beobachteten constanten Zahlenverhältnisse in somatischen und Geschlechtszellen aufrecht erhalten werden. Im Verlauf der Spermatogenese verhalten sich nun 2 von den grossen Chromosomen von Anfang an anders als die andern. Sie treten nicht mit in die Synapsis ein. Sie betheiligen sich nicht am Wachsthum ihrer Schwesterchromosomen, sondern bilden unterdessen den Chromatinnucleolus. Vor allem aber unterliegen sie nicht der Längsspaltung. Sie erscheinen darauf in der Aequatorialplatte als kleine, einheitliche Elemente. Durch die erste Theilung gelangt jedes von ihnen in eine Spermatocyte erster Ordnung. Bei der zweiten Theilung werden sie halbirt. Die Spermatide enthält also ein durch geringe Grösse kenntliches Chromatinelement, das als halbes Chromosom gedeutet werden muss. Da, wie eben erwähnt, die somatischen Zellen sowohl als die Spermatogonien zwei kleine Chromosomen haben, muss eines vom Eikern stammen. Das halbirte Chromosom erscheint also in der Spermatogonie der nächsten Generation als kleines Chromosom wieder, vereint mit einem eben solchen, das ihm durch die Befruchtung zugesellt ist. Bei der nächsten Spermatogenese ist aber ihr Schicksal ganz anders. Sie verhalten sich jetzt Anfangs genau so wie die Mehrzahl der Chromosomen. Sie betheiligen sich an der Synapsis, an allen Processen der Wachsthumsperiode; sie spalten sich der Länge nach, conjugiren, tauschen ihre Spalthälften aus und bilden eine kleine Tetrade. Durch die erste Reifungstheilung wird jeder Spermatocyte zweiter Ordnung neben den grossen eine kleine Dyade zugetheilt. An der zweiten Reifungstheilung nimmt diese aber nicht Theil. Sie gelangt in toto in die eine Spermatide als sog. „accessorisches Chromosom". Im Kern der Spermatide

verschmelzen die beiden Hälften der Dyade wieder zu einem einheitlichen Chromosom. Warum sie bei der zweiten Reifungstheilung ungetheilt blieb, ist durchaus klar, wenn meine bisherige Darstellung als den Thatsachen entsprechend acceptirt wird. Denn das kleine Chromosom der Spermatogonie ist dann nur ein halbes Chromosom. Wenn nun die zweite Reifungstheilung, wie ich zu beweisen versuche, in einer queren Halbirung der Dyaden besteht, kann die kleine Dyade gar nicht mit getheilt werden, da jede von ihren Spalthälften schon vorher halbirt war. Nimmt man dagegen an, dass bei der zweiten Reifungstheilung die beiden Längshälften der Dyaden getrennt werden, so ist nicht einzusehen, warum die Theilung bei der kleinen Dyade unterbleiben soll. Ich sehe hierin ein starkes Argument für das wirkliche Bestehen des von mir für *Syromastes marginatus* postulirten Reductionsmodus. Denn er gestattet zum ersten Mal eine wenigstens hypothetische Erklärung für das Verhalten eines accessorischen Chromosoms während der Theilung.

Aus meiner ganzen bisherigen Darstellung ergiebt sich aber noch eine neue merkwürdige Thatsache. Die kleinen Chromosomen in den Spermatiden sind nicht identisch mit jenen in der Spermatogonie. Vielmehr stammen sie von den beiden ursprünglich grossen Chromosomen, die während der Wachsthumsperiode den Chromatinnucleolus bildeten. Erst dadurch, dass sie an dem Heranwachsen nicht Theil nahmen, wurden sie zu kleinen Chromosomen. Als solche treten sie dann — das muss aus den Thatsachen gefolgert werden — in den Spermatogonien der nächsten Generation auf. Jetzt machen sie alle Umwandlungen der regulären grossen Chromosomen mit, gehen aber schliesslich ungetheilt, als accessorische Chromosomen, in die Spermatiden über. Oder mit andern Worten: In den Spermatogonien von *Syromastes* giebt es Chromosomen, deren Reifungstheilungen eigenthümlich verzögert sind. Die beiden Theilungsschritte sind auf zwei Generationen vertheilt. In der ersten werden die Chromosomen, wenn wir vom Chromatinnucleolus als Anfangsstadium ausgehen, der Quere nach halbirt, in der zweiten werden sie längs gespalten. Nun finden sich aber in der Spermatogenese immer sowohl Chromatinnucleoli als accessorische Chromosomen. Es sind also schon in der Spermatogonie nicht 2 abweichende Chromosomen vorhanden, sondern 4 oder, genauer gesagt, 2 Paar von solchen. Das eine Paar gleicht nur an Grösse den übrigen Chromo-

somen und ist deshab von diesen vor Ablauf der letzten Vermehrungstheilung nicht zu unterscheiden. Dadurch ergiebt sich aber eine fernere interessante Frage: Sind es immer bestimmte Chromosomen, die den Chromatinnucleolus bilden, vollzieht sich der abweichende, auf zwei Generationen vertheilte Reductionsmodus immer abwechselnd an zwei bestimmten Paaren von Chromosomen? Oder nehmen an diesem Process im Lauf der Generationen vielleicht successive immer neue Chromosomen Theil? Um diese Fragen zu beantworten, fehlt es mir noch an sichern Anhaltspunkten. Nur auf eine Beobachtung möchte ich hinweisen, die hier vielleicht in Betracht gezogen werden darf. In jungen Spermatidenkernen liegen die vorher in der Tochterplatte vereinigten Chromosomen, zu einer Masse zusammengeballt, in der einen Kernhälfte. Das accessorische Chromosom findet sich dagegen weit von ihnen an der Kernmembran. Das Bild ist also ähnlich wie im Synapsisstadium. Hierin könnte vielleicht ein, vorerst noch schwacher, Hinweis darauf gefunden werden, dass das accessorische Chromosom sich in der nächsten Generation nicht an der Synapsis betheiligen, sondern mit seinem vom Eikern stammenden Schwesterchromosom den Chromatinnucleolus bilden wird. Doch bin ich hierüber, wie gesagt, selbst noch im Zweifel. Meine übrigen Beobachtungen und Erwägungen über den Reductionsmodus von *Syromastes marginatus* scheinen sich mir dagegen schon jetzt lückenlos zu einem Bau zusammen zu schliessen. Dass dieser noch ein Hypothesengebäude ist, bleibt mir trotzdem vollkommen bewusst. Ich hoffe aber, ihm in Zukunft durch Ausdehnung meiner Untersuchungen auf andere Formen ein breiteres und festeres Fundament zu liefern, als ich es jetzt vermag.

3. Allgemeiner Theil.

Vergleichen wir die Spermatogenese von *Syromastes* mit der der andern Hemipteren, die wir aus den Arbeiten Henking's, Montgomery's und Paulmier's kennen, so ergeben sich bei den vier hauptsächlich untersuchten Formen bemerkenswerthe Unterschiede. Schon im Synapsisstadium verhalten sie sich verschieden. Bei *Syromastes* ist während dieses der Kern von einer deutlichen Membran umgeben. Ebenso verhält es sich, nach Montgomery (1898), bei *Euchistus*. Die Spermatocyten von *Anasa* und *Pyrrhocoris* haben dagegen während der Synapsis membranlose Kerne. Aber auch das Synapsisstadium selbst muss bei den verschiedenen Hemipteren verschiedene Bedeutung haben, wie aus den auf dasselbe folgenden Stadien hervorgeht. Bei *Pyr-*

rhocoris erscheinen nach Ablauf der Synapsis die Chromosomen in der Normalzahl wieder. Bei *Euchistus* und *Anasa* gehen sie dagegen aus dem Knäuel in reducirter Zahl hervor. Diese Pseudoreduction setzt die Zahl der Chromosomen bei *Anasa*, wie in so vielen andern Fällen, auf die Hälfte herab, bei *Euchistus* dagegen auf eine noch geringere Zahl. Bei *Anasa* vollzieht sich ausserdem während der Synapsis die Längsspaltung der Chromosomen. Wann diese bei *Euchistus* erfolgt, giebt Montgomery auch in seiner spätern Arbeit (1899) nicht an. Bei *Syromastes* endlich differenzirt sich aus der Synapsis ein einheitlicher, ungespaltener Chromatinfaden, der anfänglich ein dichtes, später ein lockeres Spirem bildet. Erst dieses zerlegt sich wieder in einzelne Chromosomen, und zwar in unreducirter Normalzahl. Während also bei *Syromastes* sich alle Chromosomen zu einem einheitlichen Faden an einander legen, verbinden sie sich bei *Anasa* paarweise; denn so ist nach allen neuern Untersuchungen die Pseudoreduction aufzufassen. Bei *Euchistus* geschieht das Aneinanderlegen in unregelmässiger Weise. Bei *Pyrrhocoris* endlich bleiben die Chromosomen isolirt. Dieses verschiedene Verhalten bei nah verwandten Thieren beweist, dass der eigentliche Zweck der Synapsis nicht in dieser Richtung gesucht werden darf. Dagegen zeigen alle 4 Hemipteren in einem andern Punkt Uebereinstimmung. Bei allen tritt während der Synapsis ein Nucleolus auf. Für *Syromastes* konnte ich es wahrscheinlich machen, dass er ganz allmählich durch Substanzabgabe von Seiten der einzelnen Chromosome gebildet wird. Aehnliches ist in vielen andern Fällen beobachtet worden. Es gehen also während der Synapsisperiode lebhafte Stoffwechselprocesse vor sich. In den durch sie bedingten Umänderungen der Chromosomen dürfte die Hauptbedeutung der Synapsis bestehen. Gleichzeitig mit ihnen können sich bei verschiedenen Thieren in verschiedener Weise andere Vorgänge vollziehen, wie Conjugation, Längsspaltung der Chromosomen u. s. w. In neuester Zeit hat Günther (1904) in überzeugender Weise einen Vergleich zwischen der Synapsis und dem Keimfleck in den Eiern vieler Metazoen durchgeführt. Derselbe Autor (1903) und vor ihm Hartmann (1902) hatten früher, namentlich für Echinodermen, gezeigt, dass die Chromosomen während des Ruhestadiums in den Keimfleck eintreten und später, vor Beginn der Reifetheilungen, wieder auswandern, unter Zurücklassung eines Metanucleolus. Die Verhältnisse weisen demnach in beiden Fällen wirklich grosse Aehnlichkeit auf, und es kann der Hypothese Günther's (1904) die Berechtigung nicht abgesprochen werden. Nach der Synapsis lösen sich bei *Pyrrhocoris* und *Euchistus* die Chromosomen zu einem

„Chromatinnetzwerk" auf. Auch dieses erinnert sehr an das Verhalten der Chromosomen im Keimbläschen reifender Eier, ist dagegen in der Spermatogenese eine seltene Erscheinung. In der Mehrzahl der Fälle, und so auch bei *Anasa* und *Syromastes*, bleiben die Chromosomen der Spermatocyten dauernd individualisirt. Auch die Längsspaltung und Pseudoreduction vollzieht sich bei allen Hemipteren in ähnlicher Weise, nur zu verschiedenen Zeiten. Bei *Syromastes* sind alle Vorgänge der Spermatogenese weniger zusammengedrängt als bei den andern Formen. Die einzelnen Acte spielen sich allmählich nach einander ab. Dadurch ist ihr Studium wesentlich erleichtert. Die Längsspaltung vollzieht sich geraume Zeit nach der Synapsis, und erst, wenn sie vollendet ist, beginnt das paarweise Aneinanderlegen der Chromosomen.

Bis hierher zeigen alle untersuchten Hemipteren, bei aller Verschiedenheit im Einzelnen, im Princip doch grosse Uebereinstimmung. Im weitern Verlauf der Spermatogenese weicht aber *Syromastes* fundamental von den andern Vertretern der Ordnung ab. Zwar finden sich bei *Anasa* und einigen von Montgomery (1901) untersuchten Arten ganz ähnliche kreuzförmige Figuren, wie ich sie beobachtete. Die Ausbildung der Tetraden und der Verlauf der Reifungstheilungen wird aber von Paulmier und Montgomery wesentlich anders beschrieben, als ich sie bei *Syromastes* deutete. Beide Autoren nehmen, wie vor ihnen schon Henking (1891), eine Präreductionstheilung im Sinne Korschelt u. Heider's an. Nach meiner Auffassung ist dagegen die erste Reifungstheilung eine Aequations-, die zweite eine Reductionstheilung. Die Chromatinreduction vollzieht sich also nach dem Typus der Postreductionstheilung. Ein Austausch der Spalthälften von Chromosomen, wie ich ihn für *Syromastes* glaube annehmen zu müssen, ist von den andern Autoren, wie schon mehrfach erwähnt, nicht beobachtet worden. Auch in den Arbeiten über die Spermatogenese anderer Insecten konnte ich keine Analogien für meine Resultate ausfindig machen. Unsere Kenntniss von den Reifeerscheinungen bei den Insecten sind zur Zeit aber noch lückenhaft, und die Angaben der verschiedenen Forscher widersprechen sich noch in hohem Grade. Neben den Hemipteren sind am öftesten Vertreter der Orthopteren Gegenstand der Untersuchung gewesen, ohne dass jedoch bis jetzt eine völlige Uebereinstimmung der Resultate erzielt werden konnte. Bekanntlich beschrieb schon vor längerer Zeit Vom Rath (1892) die Spermatogenese von *Gryllotalpa* nach dem Typus der Postreductionstheilung. Zu ähnlichen Resultaten gelangte McClung (1900) bei seinen Untersuchungen an mehreren Acridiern. Auch Sutton (1900 u. 1902)

deutet bei *Brachystola magna* die erste Reifungstheilung als Längs-, die zweite als Quertheilung. Auch für einen Käfer, *Oryctes nasicornis*, ist derselbe Reductionsmodus durch Provazek (1901) beschrieben worden. Dagegen behauptet Sinéty (1902) für eine Anzahl von Phasmiden mit Bestimmtheit, dass beide Reifungstheilungen sich nach dem Längsspalt vollziehen; die Chromatinreduction soll sich hier also in derselben Weise vollziehen, wie sie für *Ascaris* namentlich von Brauer (1892) und Boveri (1887) beschrieben worden ist. Endlich giebt Wilcox (1895, 1896) für *Cicada tibicen* und für eine Locustide, *Caloptenus* (*Melanoplus*) *femur-rubrum* an, dass sowohl erste als zweite Reifungstheilung Quertheilungen und mithin Reductionstheilungen sind. Und denselben Modus der Chromatinreduction beschreibt Toyama (1894) für *Bombyx mori*. Es finden sich also in der Literatur über die Spermatogenese der Insecten so ziemlich alle überhaupt denkbaren Varianten von Reductionsweisen. Ja innerhalb einer Ordnung sollen sich die Reifungstheilungen nach drei verschiedenen Typen vollziehen. Dabei ist zu beachten, dass, wie Korschelt u. Heider mit Recht hervorheben, die Bilder, welche die verschiedenen Forscher geben, oft in hohem Maasse übereinstimmen. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass es weniger die Thatsachen sind, die einander widersprechen, als die auf sie gegründeten Schlussfolgerungen und Deutungen. Vielleicht weist die zur Zeit noch herrschende Verwirrung auch darauf hin, dass das eigentliche Wesen der Reifungserscheinungen bisher noch nicht klar erkannt ist.

Auch bei den andern Thierclassen sind wir bekanntlich von einer Einigung über die Natur und den Verlauf der Reifungserscheinungen noch weit entfernt, und ich habe keine Veranlassung, im Einzelnen auf die sehr reichhaltige Literatur einzugehen. Nur die neuesten Arbeiten Häcker's (1902, 1904) muss ich in Betracht ziehen, da ihre Ergebnisse für meine Untersuchung von hervorragender Bedeutung sind. Und zwar ist es die Eireife von *Cyclops brevicornis*, die uns hier in erster Linie interessirt. Nach Häcker's Beobachtungen enthält das Keimbläschen vor Beginn der Richtungskörperbildung 12 längs gespaltene und quer gekerbte Chromatinelemente, die als Tetraden aufzufassen sind. Bei der ersten Reifungstheilung werden sie der Länge nach gespalten. Die Bildung des ersten Richtungskörpers ist also eine Aequationstheilung. Nach vollzogener Theilung legen sich die Spalthälften paarweise zusammen. Sie berühren sich dabei an den in ihrer Mitte gelegenen queren Einkerbungen und verkleben an diesen Punkten. Es entstehen so H- oder Xförmige Figuren. Diese Paarlinge brechen

darauf in der Mitte durch, und je eine Hälfte des einen bleibt mit der auf derselben Seite der Aequatorebene gelegenen Hälfte des andern Paarlings verbunden. Bei der zweiten Reifungstheilung erhält jede Tochterplatte die Hälfte dieser neu geformten Elemente. Es erhalten so sowohl der reducirte Eikern als der zweite Richtungskörper je 6 Chromatinelemente. Jedes besteht aus zwei Hälften, die von je 2 verschiedenen Chromosomen des Keimbläschens herstammen. Dieser eigenthümliche, bis jetzt ganz isolirt dastehende Reductionsmodus hat nun unbedingt grosse Aehnlichkeit mit der Spermatogenese von *Syromastes*, wie ich sie auffasse. In beiden Fällen finden wir eine Postreduction, und in beiden Fällen findet ein Austausch oder eine Umordnung von Chromosomen statt. Ein Unterschied besteht allerdings in der Anordnung der einzelnen Phasen. Bei *Syromastes* geschieht der Austausch der Spalthälften während des Wachsthumsstadiums und der Tetradenbildung. Bei *Cyclops* geht er dagegen erst nach der ersten Reifungstheilung vor sich. Es fehlen daher auch bei *Cyclops* die eigenthümlichen Kreuzfiguren, dagegen finden sich nicht weniger charakteristische H-, X- oder doppelt Vförmige Figuren. Beiderlei Bilder haben nun bekanntlich auch sonst in der Spermatogenese und Oogenese eine grosse Verbreitung. Sie finden sich in einer grossen Zahl von Arbeiten, die das einschlägige Thema behandeln, beschrieben und abgebildet, ohne dass es bisher gelungen war, eine ausreichende Erklärung für ihr regelmässiges Auftreten zu geben. Das erweckt in mir die Hoffnung, dass der Austausch von Chromosomen, wie Häcker und ich ihn beschrieben, doch nicht so vereinzelt ist, wie es vorläufig scheint, sondern dass denselben oder ähnlichen Vorgängen eine grössere Verbreitung zukommt.

Der Vergleich meiner Befunde mit denen Häcker's erhöht aber auch den theoretischen Werth meiner Untersuchungen noch in anderer Hinsicht bedeutend. Bekanntlich haben Häcker (1892 u. 1895) und Rückert (1895) schon früher nachgewiesen, dass bei verschiedenen Copepoden in der befruchteten Eizelle die von den beiden elterlichen Thieren stammenden Chromosomen selbständig neben einander erhalten bleiben und dass diese Selbständigkeit durch die ganze Keimbahn fortbesteht bis zu den Urgenitalzellen der nächsten Generation. Der Kern jeder in der Keimbahn gelegenen Zelle setzt sich also aus zwei Hälften zusammen, die Häcker als Gonomeren bezeichnet. Häcker (1902) hat dann auf diese Befunde seine Theorie von der „Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernantheile" gegründet, für welche sich schon jetzt eine Reihe von Thatsachen ins Feld führen lassen.

Thiere, in deren Zellkernen Chromosomen von verschiedener Grösse oder Gestalt auftreten, liefern natürlich sehr günstige Objecte für Untersuchungen auf diesem Gebiet. So hat denn auch Sutton (1900, 1902, 1903) in mehreren Arbeiten zeigen können, dass Chromosomen, die sich durch besondere Grösse oder Gestalt auszeichnen, immer paarweise auftreten, was sehr dafür spricht, dass zu jedem Paar immer ein väterliches und ein mütterliches Erbstück gehören und dass also Häcker's Theorie auch hier zutrifft. So günstig wie bei Sutton's hauptsächlichstem Object, *Brachystola magna*, liegen die Verhältnisse bei *Syromastes* nicht. Immerhin finden sich auch bei dieser Form in den Spermatogonien und ebenso in somatischen Zellen immer 2 Chromosomen, die kleiner sind als die übrigen. Ich zeigte schon im speciellen Theil meiner Arbeit, dass diese beiden als väterliches und mütterliches Erbtheil aufgefasst werden müssen. Denselben Schluss hat für andere Hemipteren Montgomery (1904) schon vor mir gezogen. Und er ist in der That eine nothwendige Consequenz aus den Thatsachen. Vom Standpunkt der Häcker'schen Theorie aus wird ferner das Aneinanderlegen der Chromosomen zur Pseudoreduction als „Conjugation" väterlicher und mütterlicher correspondirender Chromosomen betrachtet. Und wie ich im speciellen Theil meiner Arbeit glaube nachgewiesen zu haben, trifft diese Annahme für die beiden kleinen Chromosomen wirklich zu. Ich darf daher wohl, solange keine entgegen stehenden Thatsachen bekannt sind, auch weiter gehen und dieselbe Conjugation väterlicher und mütterlicher Elemente auch für die grossen Chromosomen postuliren. Durch diese Annahme gewinnt aber der ganze Reductionsmodus von *Syromastes* neue Bedeutung, und der Vergleich mit den Copepoden wird noch überzeugender. Ist von je 2 Chromosomen, die sich zur Tetradenbildung an einander legen, immer das eine väterlicher, das andere mütterlicher Provenienz und tauschen sie in der oben geschilderten Weise ihre Spalthälften aus, so muss jede Dyade aus einem väterlichen und einem mütterlichen Bestandtheil zusammengesetzt sein. Werden dann bei der zweiten Reifungstheilung die Dyaden der Quere nach halbirt, so bleibt ihr zweitheiliger Bau natürlich erhalten. Die Hälften der Dyaden wandeln sich aber in die Chromosomen der Spermatide und somit des männlichen Vorkerns um. Auch diese sind aus zwei Hälften verschiedener Abstammung verschmolzen. Da für die Oogenese wesentlich dieselben Vorgänge angenommen werden müssen, enthält demnach das befruchtete Ei in seinen Chromosomen eine Erbmasse, zu der alle 4 Grosseltern des jungen Organismus beigetragen haben. Habe ich mit meiner Deutung

Recht, so stimmt *Syromastes* auch hierin mit *Cyclops brevicornis* überein. Denn die gonomere Beschaffenheit des Eikerns der Copepoden ermöglichte es HÄCKER (1902, 1904), bei seinem Object sicher nachzuweisen, dass bei der Umordnung der Chromosomen immer ein väterliches gegen ein mütterliches ausgetauscht wird. HÄCKER (1904) kommt denn auch zu einem ganz ähnlichen Endergebniss wie ich, das er in die Worte zusammenfasst: „Demnach erhält schliesslich der Eikern 6 bivalente Elemente, welche je aus einer väterlichen und einer mütterlichen oder, da die reife Eizelle bereits eine neue Generation repräsentirt, aus einer grossväterlichen und grossmütterlichen Hälfte bestehen." Für den Austausch der Chromosomen schlägt HÄCKER den Ausdruck „Symmixis" vor. Der nur unwesentlich verschiedene Reductionsmodus von *Syromastes* und *Cyclops* lässt sich also zusammenfassen unter dem Typus der Postreduction mit Symmixis. Er umfasst vorläufig zwei nicht näher verwandte Species. Aber seine theoretischen Grundlagen sind ja erst eben gelegt, und es lässt sich deshalb erwarten, dass sich noch mehr Vertreter desselben oder doch eines ähnlichen Typus finden werden, sobald bei spätern Untersuchungen über die Reifungserscheinungen die neuen Gesichtspunkte HÄCKER's verwerthet werden. Die eine Bedingung für das Zustandekommen der Symmixis, die Conjugation der Chromosomen, ist bereits in vielen Fällen nachgewiesen worden. Vielleicht geht die Pseudoreduction sogar immer auf diesem Wege vor sich. Am schärfsten standen dieser Auffassung bis jetzt die zahlreichen Fälle entgegen, bei denen eine doppelte Längsspaltung der Chromosomen beobachtet wurde. KORSCHELT u. HEIDER (1902) fassen sie bekanntlich unter dem Typus der „eumitotischen Reifungstheilung" zusammen. Aber auch in der Deutung der für diesen Typus charakteristischen Erscheinungen macht sich in neuester Zeit ein Umschwung geltend. In seinen Untersuchungen über die Richtungskörperbildung von Kaninchen und Meerschweinchen kam WINIWARTER (1901) zu der Ansicht, dass der viergespaltene Chromatinfaden nicht, wie bisher allgemein angenommen wurde, durch eine doppelte Längsspaltung zu Stande kommt, sondern durch Aneinanderlegen zweier längs gespaltener Fäden der Länge nach. Denselben Schluss zieht MONTGOMERY (1903) aus seinen Untersuchungen über die Spermatogenese von *Desmognathus* und *Plethodon*. Er hebt noch hervor, dass bei der Annahme einer doppelten Längsspaltung die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte, also die Pseudoreduction, wie sie in

allen Fällen, auch des eumitotischen Typus, beobachtet wurde, unerklärt bleibt. Schliesslich haben A. u. K. E. Schreiner (1904) für *Myxine glutinosa* und *Spinax niger* ebenfalls die Conjugation je zweier sich parallel an einander legender Chromosomen nachgewiesen. Also schon jetzt ist wenigstens bei einer ganzen Reihe von Vertebraten die vermeintliche doppelte Längsspaltung auf eine Conjugation der Chromosomen in den Spermatocyten erster Ordnung zurückgeführt worden. Man wird daher wohl Boveri (1904) zustimmen müssen, wenn er meint, dass auch der alte classische Vertreter des eumitotischen Reifungstypus, *Ascaris megalocephala*, einer Nachprüfung dringend bedürftig ist. So lässt sich hoffen, dass der ganze vielgestaltige Complex der Reifungserscheinungen bei Thieren und Pflanzen endlich doch die so lang gesuchte übereinstimmende Erklärung finden wird.

Eine auffallende Erscheinung in der Spermatogenese der Insecten, die ebenfalls noch sehr der Klärung bedarf, bilden die sog. accessorischen Chromosomen. Ihr Entdecker ist Henking (1891), der, wie schon mehrfach erwähnt, zeigte, dass bei *Pyrrhocoris* während der zweiten Reifungstheilung ein Chromatinelement ungetheilt in die eine Spermatide übergeht. Ganz Aehnliches hat Paulmier (1899) bei *Anasa* beobachtet. Und auch bei *Syromastes* begegnen wir derselben Erscheinung. Ich konnte bei diesem Object ausserdem noch den Zusammenhang nachweisen, in dem das accessorische Chromosom mit dem „Chromatinnucleolus" steht. Ein solcher findet sich bekanntlich auch bei *Euchistus*. Dagegen sollen bei dieser Form nach Montgomery (1898) die Chromosomen der zweiten Reifungstheilung gleichmässig getheilt werden. Montgomery glaubt deshalb auch, dass Henking sich geirrt haben müsse. Die neuern Untersuchungen von Paulmier und mir machen es dagegen viel wahrscheinlicher, dass der Irrthum auf Montgomery's Seite liegt. Aus den spätern Arbeiten desselben Forschers lässt sich nicht klar ersehen, ob er an seiner frühern Ansicht noch festhält. Dagegen sind accessorische Chromosomen, die bei einer der beiden Reifungstheilungen in toto in eine Tochterzelle übergehen, ausser den Hemipteren bei einer ganzen Reihe anderer Insecten beobachtet worden. Am besten bekannt sind sie wohl bei den Orthopteren durch die Arbeiten von Wilcox (1895, 1896), Sutton (1900, 1902), McClung (1899, 1900, 1902) und Sinéty (1902). Sie sind aber auch bei Coleopteren durch Voinov (1903) und bei Neuropteren und Lepidopteren von McClung (1902) nachgewiesen worden. Ausser den Insecten scheinen sie noch bei *Peripatus* vorzukommen und nach Wallace (1900) bei einer Arachnoide (the spider!). Ausser durch

ihr Verhalten bei den Reifungstheilungen zeichnen sie sich noch durch abweichende Grösse und Gestalt, durch tinctorielle Unterschiede und zum Theil durch Nichtbetheiligung an den Processen der Wachsthumsperiode vor den übrigen Chromosomen aus. Im Einzelnen kann ihr Aussehen und ihr Verhalten recht verschieden sein. MONTGOMERY (1904) theilt sie daher, gewiss mit Recht, in zwei Gruppen. Die einen finden sich vornehmlich bei den Orthopteren. Sie übertreffen die andern Chromosomen an Grösse und finden sich stets in der Einzahl. Sie sind hier schon in den Spermatogonien auch im Ruhestadium der Zellen deutlich zu erkennen. Ja, die Selbständigkeit des accessorischen Chromosoms kann so weit gehen, dass es, wenigstens bei *Brachystola magna*, in einem eigenen kernähnlichen Bläschen neben dem Kern der Spermatogonie liegt. Wesentlich anders verhalten sich die accessorischen Chromosomen bei den Hemipteren und Coleopteren. Sie sind stets kleiner als die andern Chromosomen, treten in den Spermatogonien stets paarweise auf, und erst durch die Conjugation vereinigen sie sich zu unpaaren Elementen. Auch ist ihre Selbständigkeit gegenüber den andern Chromosomen nicht so prononcirt wie bei den Orthopteren. Im Ruhestadium der Spermatogonien lassen sie sich gar nicht oder doch nur schwer erkennen. Ihre Zahl steht bei den Hemipteren noch nicht ganz fest. Gewöhnlich werden zwei angenommen. Bei einer Anzahl von Arten beschreibt MONTGOMERY (1901) aber auch höhere Zahlen. Doch ist es noch nicht ausgemacht, ob alle diese kleinern Chromosomen auch als accessorische betrachtet werden dürfen. Bei *Syromastes* müssen aber eigentlich 4 abweichende Chromosomen angenommen werden, von denen in jeder Generation 2 als accessorische Chromosomen fungiren. Ob dieses Alterniren auch bei den andern Hemipteren vorkommt, müssen noch weitere Untersuchungen lehren.

Ueber die biologische Bedeutung der accessorischen Chromosomen, die wahrscheinlich allen Insecten zukommen und sich auch bei andern Arthropoden zu finden scheinen, gehen die Ansichten noch sehr aus einander. Die interessanteste Hypothese hat wohl MCCLUNG (1902) aufgestellt. Er will dem accessorischen Chromosom die ausschlaggebende Rolle bei der Geschlechtsbestimmung zuschreiben. MCCLUNG hat, was auch andern Autoren gelungen ist, die accessorischen Chromosomen bis zur Ausbildung des Spermatozoons verfolgen können und gezeigt, dass sie thatsächlich in den Spermakern aufgenommen werden. Es existiren also bei seinen Untersuchungsobjecten, wie in andern Fällen, zweierlei Spermatozoen, die einen enthalten das accessorische Chromosom, die andern entbehren seiner. MCCLUNG nimmt nun an,

dass die chromatinreichern Spermatozoen bei der Befruchtung das Ei zur Hervorbringung eines männlichen Organismus befähigen, die chromatinärmern, denen das accessorische Chromosom fehlt, dagegen nicht. Aus parthenogenetischen Eiern können dann natürlich ebenfalls nur Weibchen hervorgehen. So geistreich die Hypothese McClung's ist, so gewichtige Einwände stehen ihr gegenüber. Vor allem ist noch gar nicht ausgemacht, dass nicht bei der Oogenese ebenfalls accessorische Chromosomen eine Rolle spielen. Wenn McClung meint, dass solche bei der Richtungskörperbildung noch nie beobachtet wurden, so liegt das vielleicht nur daran, dass uns die Eireife der Insecten noch sehr ungenügend bekannt ist. Für die meisten Ordnungen, und so auch die Orthopteren, haben wir noch keine einzige genaue Darstellung der Oogenese. Für manche sind zudem, wenigstens in den Oogonien, kleine Chromosomen nachgewiesen, die denen in den Spermatogonien völlig gleichen. Hier könnten sich also in der Eireife sehr gut die analogen Processe abspielen wie in der Spermatogenese. Weiter widersprechen aber auch viele Thatsachen, die uns über die Geschlechtsverhältnisse bei den Insecten bekannt sind, der Annahme McClung's. Für die Orthopteren könnte seine Hypothese allenfalls zutreffen. Denn nach den Erfahrungen über Phasmiden und Blattiden scheinen hier wirklich aus unbefruchteten Eiern nur weibliche Individuen hervorzugehen. Aehnlich verhält es sich vielleicht bei Lepidopteren. Von der Honigbiene wissen wir aber durch die Untersuchungen von Petrunkewitsch (1901) mit Sicherheit, dass bei Parthenogenesis nur Drohnen erzeugt werden, was McClung's Hypothese direct widerspricht. Bei Aphiden und Gallicolen können aus unbefruchteten Eiern sogar Thiere beiderlei Geschlechts hervorgehen. Es ist also in diesen Insectenfamilien die Geschlechtsbestimmung von der Befruchtung gänzlich unabhängig. Eine Verallgemeinerung der Hypothese auf die ganze Classe, wie McClung sie beabsichtigt, ist also schlechterdings unzulässig. Für die Orthopteren kann die Möglichkeit, dass das accessorische Chromosom bei der Geschlechtsbestimmung eine Rolle spielt, noch nicht stricte verneint werden. Viel Wahrscheinlichkeit scheint mir McClung's Hypothese aber auch für diese Ordnung nicht zu haben.

Eine wesentlich geringere Bedeutung als McClung wollen Montgomery (1901) und Paulmier (1899) den accessorischen Chromosomen zusprechen. Montgomery hält alle sich während der Spermatogenese irregulär verhaltenden Chromosomen für in Rückbildung begriffen. Er meint, sie zeigten uns den Weg, auf dem im Lauf der phylogenetischen Entwicklung eine höhere Chromosomenzahl allmählich in eine niedrigere

übergehe. Aehnlich ist PAULMIER's Auffassung von der Natur der accessorischen Chromosomen. Auch er sieht in ihnen degenerirende Chromosomen. Er meint, sie könnten die Träger von Eigenschaften sein, welche die betreffende Species besessen habe, welche aber jetzt im Verschwinden begriffen sind.

Am weitesten von allen Autoren entfernt sich VOINOV (1903) in der Beurtheilung des accessorischen Chromosoms. Nach seinen Angaben soll es bei *Cybister roeselii* überhaupt nicht in den Spermatidenkern aufgenommen, sondern zur Bildung des Acrosoms verwandt werden. Ich kann mich des Eindrucks nicht erwehren, dass hier ein Versehen vorliegt.

Ausser MCCLUNG, dessen Ansicht ich, wie gesagt, nicht beipflichten kann, hat bis jetzt kein Forscher Angaben über das Schicksal der einen Hälfte der Spermatozoen gemacht, die des accessorischen Chromosoms entbehren. Mir scheint es am wahrscheinlichsten, dass sie unfähig zur Befruchtung sind und zu Grunde gehen. Es mag gewagt erscheinen, der gesammten Hälfte der Spermatozoen jede Function abzusprechen. Aber wir kennen gerade von den Insecten schon Fälle von sicher functionsunfähigen Spermatozoen. Dass die apyrenen, kernlosen Spermatozoen von *Pygaera*, die uns durch MEVES (1902) bekannt geworden sind, nicht im Stande sind, eine Befruchtung zu vollziehen, liegt auf der Hand. Kürzlich hat MEVES (1903) sehr sonderbare Vorgänge aus der Spermatogenese der Honigbiene bekannt gemacht, die in vielen Stücken an die Bildung von Richtungskörpern erinnern. In diesem Fall entwickelt sich sogar nur eine von den 4 Enkelzellen der Spermatocyte erster Ordnung zu einem functionsfähigen Spermatozoon. Meine Annahme, dass ganz allgemein bei den Insecten eine Hälfte der Spermatozoen functionsunfähig ist, erhält durch die Fälle von *Pygaera* und *Apis* also immerhin eine Stütze. Vielleicht steht damit, dass nur ein Theil der Spermatozoen für die Befruchtung in Frage kommt, auch die Polyspermie im Zusammenhang, die nach allen Untersuchungen bei den Insecten sicher als normale Erscheinung auftritt. Durch sie könnte es ermöglicht werden, dass in jedem Fall functionsfähige Spermatozoen ins Ei gelangen, was unter den geschilderten Verhältnissen bei Monospermie nur höchstens bei einer Hälfte der Copulationen eintreten könnte. Speciell für die Hemipteren kommen aber noch folgende Erwägungen in Betracht. Nur unter Hinzurechnung des accessorischen Chromosoms enthält der Kern der Spermatide die halbe Normalzahl. Die Constanz der Zahlenverhältnisse, wie sie sich an somatischen und Sexualzellen in beiden Geschlechtern nachweisen lässt, könnte nicht

erhalten bleiben, wenn nicht alle überhaupt zur Ausübung ihrer Function gelangenden Spermatozoen dieselbe Anzahl von Chromosomen, und zwar die halbe Normalzahl, enthielten. Dabei ist es nicht unbedingt nöthig, dass bei der Oogenese genau die correspondirenden Vorgänge sich abspielen wie bei der Spermatogenese. Auch wenn dort beide Reifungstheilungen die Chromosomen ganz gleichmässig auf die Tochterzellen vertheilen, muss der reducirte Eikern doch die halbe Normalzahl aufweisen.

Ueber die wahre Bedeutung des accessorischen Chromosoms in der Spermatogenese der Insecten erlaube ich mir einstweilen noch kein Urtheil, sondern begnüge mich mit der Aufdeckung der merkwürdigen Thatsache, dass es bei den Hemipteren Chromosomen giebt, welche die Reifungstheilungen in zwei auf einander folgenden Generationen auf fundamental verschiedene Weise vollziehen. Ebenso verzichte ich darauf, auf eine Anzahl interessanter Fragen einzugehen, die sich mir während meiner Arbeit ergaben. Ich will damit warten, bis ich eine grössere Zahl von Spermatogenesen aus eigener Anschauung kenne.

Giessen, Zoologisches Institut,
April 1904.

Literaturverzeichniss.

Boveri, Th. (1887), Zellenstudien. I. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides, in: Jena. Z. Naturw., (N. F.) V. 14.

— (1901), Zellenstudien. IV. Ueber die Natur des Centrosoms, ibid., (N. F.) V. 28.

— (1902), Ueber mehrpolige Mitosen, als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, (N. F.) V. 35.

— (1904) Ergebnisse über die Constitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena.

Brauer, A. (1892), Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 42.

Bütschli, O. (1898), Untersuchungen über Structuren, insbesondere über Structuren nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Structuren, welche ausserhalb des Organismus entstehen, Leipzig.

Gross, J. (1904), Ein Beitrag zur Spermatogenese der Hemipteren, in: Verh. 14. Vers. deutsch. zool. Ges., Tübingen.

Guenther, K. (1903), Ueber den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung, in: Zool. Jahrb., V. 19, Anat.

— (1904), Keimfleck und Synapsis. Studien an der Samenreifung von Hydra viridis, in: Zool. Jahrb., Suppl. 7, Festschrift für A. Weismann.

Häcker, V. (1892), Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat.

— (1895), Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von Cyclops, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 46.

— (1899), Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena.

— (1902), Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernantheile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre, in: Jena. Z. Naturw., (N. F.) V. 37.

— (1904), Bastardirung und Geschlechtszellenbildung, in: Zool. Jahrb., Suppl. 7, Festschrift für A. Weismann.

Hartmann, M. (1902), Studien am thierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis, in: Zool. Jahrb., V. 15, Anat.

Henking, H. (1891), Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. II. Ueber die Spermatogenese und deren Beziehungen zur Entwicklung bei Pyrrhocoris apterus, in: Z. wiss. Zool., V. 51.
— (1892), Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. III. Specielles und Allgemeines, ibid. V. 54.
Korschelt, E., und K. Heider, (1902), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, 1. u. 2. Aufl., Allg. Theil, Lief. 1 u. 2, Jena.
McClung, C. E. (1899), A peculiar element in the male reproductive cells of Insects, in: Zool. Bull., V. 2.
— (1900), The spermatocyte divisions in the Acridiae, in: Bull. Kansas Univ., V. 1 (Kansas Univ. Quart., V. 9).
— (1902), The accessory chromosome — sex determinant? in: Biol. Bull., V. 3.
Meves, Fr. (1897), Zelltheilung, in: Erg. Anat. Entw., V. 6.
— (1902), Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 61.
— (1903), Ueber „Richtungskörperbildung" in Hoden von Hymenopteren, in: Anat. Anz., V. 24.
Montgomerry, Th. (1897), Preliminary note on the chromatin reduction in the spermatogenesis of Pentatoma, in: Zool. Anz., V. 20.
— (1898), The spermatogenesis in Pentatoma up to the formation of the spermatid, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat.
— (1899), Chromatin reduction in Hemiptera, in: Zool. Anz., V. 22.
— (1900), The spermatogenesis of Peripatus balfouri up to the formation of the spermatid, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat.
— (1901), Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, V. 53.
— (1903), The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance, in: Biol. Bull., V. 4.
— (1904), Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ-cells, ibid. V. 6.
Paulmier, F. (1898), Chromatin reduction in the Hemiptera, in: Anat. Anz., V. 14.
— (1899), The spermatogenesis of Anasa tristis, in: Journ. Morph., V. 15, Suppl.
Petrunkrwitsch, A. (1901), Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat.
Provazek, S. (1901), Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese, in: Zool. Anz., V. 25.
Rhumbler, L. (1899), Allgemeine Zellmechanik, in: Erg. Anat. Entw., V. 8.
Rückert, J. (1894), Zur Eireifung bei Copepoden, in: Anat. Hefte, V. 4.

Rückert, J. (1895), Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclopseies, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 45.

Schreiner, A. u. K. E. (1904), Die Reifungstheilungen bei den Wirbelthieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduction, in: Anat. Anz., V. 24.

de Sinéty, R. (1902), Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes, in: Cellule, V. 19.

Sutton, W. S. (1900), The spermatogonial divisions in Brachystola magna, in: Bull. Univ. Kansas, V. 1 (Kansas Univ. Quart., V. 9).

— (1902), On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna, in: Biol. Bull., V. 4.

— (1903), The chromosomes in heredity, ibid. V. 4.

Toyama, K. (1894), Preliminary account on the spermatogenesis of Bombyx mori, in: Zool. Anz., V. 17.

Voinov, D. N. (1903), La spermatogenèse d'été chez le Cybister roeselii, in: Arch. Zool. expér., (4) V. 1.

Vom Rath, O. (1892), Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 40.

Wallace, L. B. (1900), The accessory chromosome of the spider, in: Anat. Anz., V. 18.

Wilcox, E. (1895), Spermatogonesis of Caloptenus femur-rubrum and Cicada tibicen, in: Bull. Mus. comp. Zool., V. 27.

— (1896), Further studies on the spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum, ibid. V. 29.

— (1901), Longitudinal and transversal division of chromosomes, in: Anat. Anz., V. 19.

von Winiwarter, H. (1901), Recherches sur l'ovogenèse de l'ovaire des Mammifères, in: Arch. Biol., V. 17.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 31, 32.

Die Vergrösserung beträgt bei allen Figuren 1000 : 1; hom. Imm.

Tafel 31.

Fig. 1—3. Spermatogonien im Ruhestadium.
Fig. 4—7. Spermatogonien auf Vorbereitungsstadien zur Theilung.
Fig. 8—9. Aequatorialplatten von Spermatogonien.
Fig. 10. Spermatocyte 1. Ordnung nach der letzten Vermehrungstheilung.
Fig. 11—13. Spermatocyten 1. Ordnung im Synapsisstadium.
Fig. 14. Spermatocyte 1. Ordnung auf dem Stadium des dichten Spirems.
Fig. 15—17. Spermatocyten 1. Ordnung auf dem Stadium des lockern Spirems.
Fig. 18—21. Spermatocyten 1. Ordnung nach Zerfall des Spirems.
Fig. 22—25. Spermatocyten 1. Ordnung während der Wachsthumsperiode.
Fig. 26—31. Spermatocyten 1. Ordnung mit längs gespaltenen Chromosomen.
Fig. 32. Spermatocyte 1. Ordnung; Conjugation der Chromosomen.
Fig. 33—39. Spermatocyten 1. Ordnung; Bildung der kreuzförmigen Figuren.
Fig. 40—43. Spermatocyten 1. Ordnung; Bildung der Tetraden.
Fig. 44—45. Spermatocyten 1. Ordnung; Aufstellung der Tetraden zur 1. Reifungstheilung.
Fig. 46—50. Erste Reifungstheilung in Seitenansicht.
Fig. 51—54. Erste Reifungstheilung: Aequatorialplatte in Polansicht.
Fig. 55—61. Erste Reifungstheilung; Auseinanderrücken der Chromosomen.
Fig. 62—63. Erste Reifungstheilung; Tochterplatte in Polansicht.
Fig. 64—68. Erste Reifungstheilung; Zelltheilung.
Fig. 69. Spermatocyten 2. Ordnung; Auflockerung der Tochterplatten der ersten Reifungstheilung.

Fig. 70—71. Spermatocyten 2. Ordnung; Aufstellung der Dyaden zur zweiten Reifungstheilung.

Fig. 72—73. Zweite Reifungstheilung in Seitenansicht.

Tafel 32.

Fig. 74—77. Zweite Reifungstheilung; Aequatorialplatte in Polansicht.

Fig. 78—80. Zweite Reifungstheilung in Seitenansicht. Auseinanderweichen der Tochterplatten.

Fig. 81—83. Zweite Reifungstheilung in Seitenansicht; Zelltheilung.

Fig. 84—86. Zweite Reifungstheilung; Tochterplatten in Polansicht.

Fig. 87. Zweite Reifungstheilung in Seitenansicht; Zelltheilung.

Fig. 88—91. Spermatiden; Umbildung der Tochterplatte zum Spermakern.

Fig. 92—95. Spermatiden mit fertigem Kern.

Fig. 96—102. Spermatiden; Umwandlung in Spermatozoen.

Fig. 103—108. Riesenspermatiden.

Fig. 109. Spermatocyte 1. Ordnung mit abnormer Anordnung des Chromatins.

Fig. 110. Riesenspermatide; Umbildung der Tochterplatte zum Spermakern.

Fig. 111. Aequatorialplatte einer Follikelzelle aus dem Ovarium.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2697

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Die Entwicklung des Darmcanals der Insecten während der Metamorphose.

Von

Dr. **P. Deegener** in Berlin.

Hierzu Tafel 33—43.

Meine Untersuchungen der Entwicklung des Darmcanals der Insecten während der Metamorphose werden sich zunächst auf einen Vertreter der Coleopteren, *Cybister roeseli* Curtis, und im Anschluss hieran auf die Lepidopteren erstrecken. Später beabsichtige ich auch die übrigen Ordnungen der holometabolen Insecten nach dieser Richtung hin vergleichend zu bearbeiten, soweit dies nicht bereits in grösserm Umfang von anderer Seite geschehen ist.

Das eingehende Studium der Degeneration und Regeneration des Darms bei *Cybister* hat mich zu der Ansicht geführt, dass möglicher Weise für die Beurtheilung dieser interessanten Vorgänge wichtige Erscheinungen übersehen oder nicht hinreichend gewürdigt worden sind und dass es zu ihrem umfassenden Verständniss innerhalb der holometabolen Insecten einer auf alle Ordnungen sich erstreckenden Untersuchung bedarf, welche das erforderliche Vergleichsmaterial in einer Hand vereinigt. Bei der Schwierigkeit des Stoffes, welcher dem subjectiven Ermessen oft einen recht weiten Spielraum lässt, erscheint es nicht möglich, sich allein an der Hand der schon ziemlich umfangreichen Literatur ein in allen Punkten richtiges und klares Bild davon zu machen, wie weit bei den einzelnen Ordnungen die Uebereinstimmung und wie weit die Abweichungen gehen. Dem auf die Untersuchung eines speciellen Objects sich beschränkenden Autor wird leicht mit Rücksicht auf die besondern sich ihm darbietenden Verhältnisse eine Interpretation richtig erscheinen, welche durch den Vergleich mit andern Objecten wesentlich modificirt, wenn nicht ganz unmöglich gemacht werden kann. Ich selbst bin durch das Studium des Darms von *Cybister* vielfach zu andern Ergebnissen gekommen, als ich sie

früher bei *Hydrophilus* constatiren zu können glaubte, und die Einsicht, dass mir bei *Hydrophilus* wichtige Stadien fehlten, haben mir erst die abweichenden Befunde bei *Cybister* verschafft. Soweit mir noch Präparate von *Hydrophilus* in brauchbarem Zustand zur Verfügung standen, habe ich durch den Vergleich mit *Cybister* feststellen können, dass ich in mancher Hinsicht, durch die besondere Beschaffenheit des Objects verleitet, zu Deutungen gekommen bin, welche zwar mit den Resultaten anderer Autoren übereinstimmen, aber von mir jetzt kaum noch aufrecht erhalten werden können.

Für die vorliegende Arbeit über *Cybister* kann ich mit einiger Sicherheit erwarten, dass mein sehr reichliches Material keine wesentliche Lücke in dem Entwicklungsgang gelassen hat; und ob die Interpretation, welche ich für schwierige Bilder bei *Cybister* gegeben habe, für ähnliche Verhältnisse bei andern Insecten ihre Gültigkeit behält oder einer Modification bedarf, werden die folgenden Untersuchungen erweisen. Am Schluss der ganzen Arbeit hoffe ich dann eine möglichst allgemein gültige vergleichende Darstellung der Darmmetamorphose bei den holometabolen Insecten geben zu können, gestützt auf eine Reihe eigener Untersuchungen und unter Berücksichtigung der vorliegenden Literatur.

I. *Cybister roeseli* Curtis.

Material und Conservirung.

Bei der folgenden Darstellung der Umbildungen, welche der Darmcanal von *Cybister* während der Metamorphose erleidet, gehe ich aus von der Beschaffenheit des Darms der erwachsenen Larve und verfolge seine Veränderungen bis zu dem Zeitpunkt, in welchem der junge Käfer die Puppenhaut verlässt. In diesen Zeitraum fallen zwei Häutungen, deren jede von besondern Vorgängen im Darmcanal begleitet ist. Die erste Häutung, welche hier in Betracht kommt, bereitet sich vor, wenn die erwachsene Larve die Nahrungsaufnahme eingestellt hat und sich auf das Ufer begiebt, um sich in der Erde eine kunstlose Höhle anzufertigen, die sie während der Puppenperiode vor äussern Angriffen schützt und vermöge ihrer Lage dem Thier die zur Erhaltung des Lebens während der Metamorphose erforderliche Feuchtigkeit sichert.

Der einfachste Weg, sich die Larven in grosser Anzahl zu beschaffen, wäre die Aufzucht aus Eiern, welche in der Gefangenschaft von den weiblichen Käfern massenhaft abgelegt werden. Indessen ge-

lang mir die Aufzucht der jungen Larven trotz aller Mühe nicht, und ich blieb daher auf den Fang der erwachenen Larven angewiesen. Aber auch diese sind nur schwer bis zum Eintritt der Metamorphose am Leben zu erhalten und erfordern jede ein besonderes Aquarium wegen ihrer cannibalischen Neigungen. Es wäre für die genaue Altersbestimmung der Larve, welche der Puppenhäutung entgegen geht, von grosser Wichtigkeit, den Zeitpunkt genau bestimmen zu können, in welchem die Thiere das Wasser verlassen und in den Erdboden gehen. Leider ist dies aber nicht möglich oder doch nur unter umfassenden und auch nur einen sehr unsichern Erfolg versprechenden Vorkehrungen. So bleibt schliesslich nichts anderes übrig, als die Larven an den Ufern der von ihnen bewohnten Wasserbecken aus der Erde herauszusuchen und in möglichst grosser Anzahl zu conserviren, wobei es freilich dem Zufall überlassen bleibt, ob alle Stadien der Entwicklung vertreten sind oder nicht. Ungefähr kann man das relative Alter der Larven an ihrer grössern oder geringern Beweglichkeit und der Verschiedenheit der Färbung erkennen; aber beide Merkmale sind recht unbestimmt, um so mehr als die Zeitdauer bis zur Puppenhäutung innerhalb weiter Grenzen schwankt.

Günstiger liegt die Sache hinsichtlich der Puppe. Durch häufige Controle des Larvenmaterials findet man die eben erschienenen Puppen ohne weiteres heraus und kann sie mit dem betreffenden Datum bezeichnen. Es wäre nun sehr einfach, beliebig viele Stadien der Entwicklung in kürzesten Zwischenräumen zu erhalten, wenn nur alle gleichaltrigen Puppen auch auf der gleichen Entwicklungsstufe stünden. Das ist aber keineswegs der Fall, und je älter die Puppen werden, um so fühlbarer machen sich die Unterschiede im Fortschritt der Entwicklung. Ich fand, um nur ein Beispiel hier anzuführen, eine 9 Tage alte mit einer 16 Tage alten Puppe auf nahezu ganz gleicher Entwicklungsstufe. Dem entsprechend ist die Dauer der Puppenperiode recht verschieden. Soweit meine Erfahrung reicht, sind 18 Tage das Minimum, 28 das Maximum. Dazu kommen nach Maassgabe der äussern Verhältnisse periodische Schwankungen, so dass 2 gleichaltrige Puppen selten auch ganz in ihrer Entwicklungsstufe übereinstimmen. Im Allgemeinen liess sich nur feststellen, dass Licht und Wärme die Entwicklung beschleunigen; auch mässige Feuchtigkeit scheint in diesem Sinne zu wirken. Sehr feucht gehaltene Puppen dagegen und solche, die an einem dunklen und kühlen Ort standen, blieben — freilich auch nicht durchweg — in der Entwicklung zurück. Immerhin ist es bei der Puppe noch leichter als bei der

Larve, die Entwicklungsstufe festzustellen, da wenigstens das Alter fest bestimmbar ist und die Augen und Mundtheile sowie die Färbung der Extremitäten und des ganzen Körpers einige, wenn auch nicht ganz zuverlässige Anhaltspunkte geben. Wenn ich in der folgenden Darstellung für die Puppen das Alter angebe, so bitte ich, das hier Gesagte im Auge zu behalten.

Um sicher alle Stadien der Entwicklung zu erhalten, habe ich je 40—50 Puppen verschiedenen Bedingungen ausgesetzt. Der erste Satz wurde auf feuchtem Moos in je einer bedeckten Glasschale der Sonne ausgesetzt. Der zweite stand in den eigenen Erdhöhlen ebenfalls mehrere Stunden der Sonne ausgesetzt und wurde sehr feucht gehalten. Die dritte Abtheilung endlich stand in einem vor der Sonne geschützten kühlen Raum in den eigenen Erdhöhlen, wurde mässig feucht gehalten und gegen den Einfluss des Lichts durch Ueberdecken mit Papier geschützt. Diese letzte Abtheilung habe ich meiner Untersuchung zu Grunde gelegt und die beiden ersten zum Vergleich herangezogen. So glaube ich alle Entwicklungsstufen erhalten zu haben.

Conservirung. Zur Conservirung verwendete ich fast durchweg $HgCl_2$ in gesättigter wässeriger Lösung mit Zusatz von 5 Proc. Eisessig. Der aus dem lebenden chloroformirten Thier in der Körperflüssigkeit herauspräparirte Darm wurde in der ausschliesslich kalt angewendeten Lösung 2—4 Stunden fixirt. Zur Färbung der Schnitte benutzte ich nach mannigfachen Proben mit verschiedenen Farbstoffen mit ausgezeichnetem Erfolg Hämatoxylin nach Grenacher, Pikrinsäure + Säurefuchsin in 63proc. Alkohol (Van Gieson's Methode).

Oesophagus der erwachsenen Larve.

An dem Oesophagus der Larve lassen sich zwei Hauptabschnitte nach der allgemeinen Form und der Beschaffenheit der innern Chitinauskleidung unterscheiden, welche in dem längern hintern Abschnitt (Fig. 3, 4) zwar ziemlich mächtig entwickelt ist, aber einfach bleibt und keine complicirten Differenzirungen aufweist, wie wir sie in dem vordern Abschnitt (Fig. 7) antreffen. Beide Abschnitte sind jedoch durch keine scharfe Grenze von einander getrennt, sondern gehen derart in einander über, dass sich die besondern Bildungen des vordern analwärts mehr und mehr verlieren, bis die Chitinauskleidung vollkommen einfach wird. Mit der verschiedenen Ausbildung der Intima geht eine recht erhebliche morphologische Verschiedenheit des gesammten Darmabschnitts Hand in Hand, da das vordere Viertel mit

der Ausbildung eines kräftigen Saugapparats (Fig. 7) die Function der Zerkleinerung und des Einsaugens der Nahrung übernommen hat.

Ich beginne mit der Beschreibung des hintern Abschnitts, von dessen Ende, nämlich von dem an der Grenze zwischen ihm und dem Mitteldarm gelegenen Imaginalring, die Neubildung des grössern Theils des ganzen Oesophagus ihren Ausgang nimmt.

Auf Längsschnitten tritt uns der Imaginalring, dessen Rolle bei der Regeneration des Oesophagusepithels uns später eingehend beschäftigen wird, in Gestalt einer gelappten Ringfalte entgegen, deren innere Ränder sich gewöhnlich eng gegen einander legen und den Vorderdarm vom Mitteldarm abschliessen. Da die Ringmusculatur (Fig. 1, 2 *rm*) hier nicht stärker entwickelt ist als sonst am Oesophagus, jedenfalls aber in ihrer Ausbildung weit hinter der des später zu erwähnenden Pylorusabschnitts, welcher sich zwischen Mittel- und Enddarm einschiebt, zurückbleibt, dürfte diese Ringfalte nur in untergeordnetem Grade als Verschlussapparat anzusehen sein. Vielmehr bin ich der Ansicht, dass die Falte nicht zu diesem Zweck entsteht, sondern ihr Dasein dem Umstand verdankt, dass die zu starker Vermehrung neigenden Imaginalzellen dieser Tendenz folgen, soweit es der Raum gestattet, und die dicht gedrängten Zellen schliesslich sich in ihrer Gesammtheit in das Darmlumen hineinwölben und so diese sowie eine weit schwächere, aber relativ zellenreichere, weiter vorn gelegene secundäre Falte entstehen lassen. Ueber diese Falten hinaus erstreckt sich nun bei der erwachsenen Larve der Imaginalring noch mehr oder weniger weit nach vorn, ohne jedoch hier noch Querfalten zu besitzen, um dann in das larvale Epithel allmählich überzugehen. Der Querschnitt der imaginalen Partie (Fig. 1 u. 2) zeigt keine besonders ausgebildete Längsfaltenbildung, welche aber in grossen Zügen durch die häufig tetragonale Gestalt des Querschnitts unverkennbar zum Ausdruck kommt.

Die Kerne des Imaginalrings liegen dicht gedrängt und erscheinen, dem gegenseitigen Druck nachgebend, mehr oder weniger in die Länge gezogen. Ihr längster Durchmesser steht überall senkrecht zur Basalmembran. In der Richtung von innen nach aussen findet man stets mehrere Kerne (bis 5 und mehr) hinter einander liegen. Davon jedoch, dass es sich hier nicht um eine mehrschichtige Anordnung der Imaginalzellen handelt, legt der Umstand Zeugniss ab, dass die Kerne einander ausweichen und die Grenzen der lang gestreckten, dünn ausgezogenen Zellen oft von der Basalmembran bis zur Chitinintima verfolgt werden können. Die Kerne formiren in ihrer Gesammtheit (auf Schnitten) ein

breites Band, das auswärts eine breitere Plasmalage frei lässt als innen. Insbesondere an den Aussenwänden der Ringfalten nimmt das Plasma vielfach ein vacuolenreiches Gefüge an, eine Structur, welche sich aus dem hier verminderten Druck erklären lässt. Später, sobald die Proliferation der imaginalen Zellen ihren Höhepunkt erreicht hat, sind diese Vacuolen verschwunden. Ich will hier gleich erwähnen, dass man sehr häufig bei erwachsenen Larven, noch bevor sie das Wasser verlassen und sich eine Erdhöhle zur Verpuppung hergerichtet haben, im Imaginalring, und zwar ausschliesslich im Bereich der grössern Ringfalte, Kerntheilungsfiguren antrifft. Diese treten jedoch in sehr beschränkter Anzahl auf (ich zählte höchstens 4 auf einem Querschnitt) und liegen meist nach innen von den Kernen. Ich komme später hierauf zurück; einstweilen ist es von Bedeutung, dass hier mitotische Kerntheilungen schon nachgewiesen werden können, während im übrigen Bereich des Oesophagusepithels noch keine Spur der Vorbereitung zur Regeneration sich kundgiebt; denn allein hierdurch ist die Natur dieses Darmabschnitts als Imaginalring schon erwiesen, da man nicht annehmen kann, dass die Kerne sich theilen würden, wenn sie gleichzeitig eine andere Function zu leisten hätten und dieser entsprechend specialisirt wären. Alle im Bereich des Imaginalrings gelegenen Zellen sind als functionslose und bis zu einem gewissen Grade undifferenzirte Zellen anzusehen, welche gewissermaassen ihren embryonalen Charakter bewahrt haben. Da ich mit der Untersuchung der erwachsenen Larve beginne, muss ich es dahingestellt sein lassen, wie weit den Zellen, wie sie hier vorliegen, die Bildung der chitinösen Intima zugeschoben werden darf. Die Vermuthung aber liegt sehr nahe, dass es sich hier um Descendenten embryonaler Zellen handelt, welche als solche an der Bildung der Chitinintima nicht Theil genommen haben, vielmehr erst später sich unter diese herunter geschoben haben, sie durch ihre (mit Ausschluss der Zeit der Larvenhäutungen) langsame, aber stetige Vermehrung nach innen vorwölbend. Vergleicht man die imaginalen Zellen mit denen des larvalen Epithels, so lässt sich an ihrem Uebergang in einander kaum ein anderes sie scharf trennendes Merkmal ausfindig machen als die Verschiedenheit in der Form. Sind die Zellen und ihre Kerne in der imaginalen Partie lang gestreckt, so werden die larvalen Zellen (Fig. 3) cubisch, ja weiter oralwärts senkrecht zur Darmaxe platt gedrückt (Fig. 4) und ihre Kerne rund bis oval. Vergleicht man indessen die etwas weiter von den imaginalen Zellen entfernt gelegenen larvalen Kerne mit den Kernen des Imaginalrings, so liefert das Chromatin ein weiteres Merk-

mal der Unterscheidung. Dies erscheint nämlich in den larvalen Kernen durch eine geringere Anzahl weniger scharf gefärbter Körnchen repräsentirt als bei den imaginalen Kernen, in welchen ihre grössere Anzahl und äusserst scharfe Färbung (Hämatoxylin) auffällt. Allgemein lässt sich dieser Unterschied so ausdrücken, dass die imaginalen Kerne deutlicher frischer oder, wie KOWALEWSKY (1887) schreibt „saftiger" erscheinen als die larvalen, welche einen mehr verwischten, zum Theil hinfälligen Eindruck machen.

Der larvale Theil des hintern Oesophagusabschnitts ist durchaus frei von Querfalten, die erst während des Verlaufs der Regeneration zeitweise beobachtet werden. Die Längsfalten vertiefen sich oralwärts vom Imaginalring etwas, wie es in Fig. 3 u. 4 dargestellt ist. Gleichzeitig nimmt der Oesophagus oralwärts bis zum hintern Ende des Saugapparats an Weite beständig ab und stellt so ein am vordern Ende sowie nach dem Imaginalring zu erweitertes, in seinen Mittelpartien enges Rohr dar. Der einfache Bau des hintern Abschnitts ist aus den Figuren leicht zu erkennen, und ich sehe von einer weitern Beschreibung ab.

Der vordere Abschnitt, welcher ungefähr $^1/_4$ der Gesammtlänge des Oesophagus umfasst, ist zu einem complicirten Saug- und Kauapparat umgebildet, dessen Uebergang zu dem einfachen Endtheil in Fig. 5 durch einen Querschnitt wiedergegeben ist. Man denke sich die beiden lateralen Falten (wobei die kleinen, secundären Falten unberücksichtigt bleiben) durch allmähliches Verstreichen verschwindend, während die dorsale und ventrale Längsfalte sich stark verbreitern, so erhält man ein Querschnittbild, wie es in Fig. 5 dargestellt ist. Hier spricht sich indessen die Faltung nur in der Anordnung der Zellen und Kerne des Epithels und an der Innenwand des Oesophagus aus, während die Basalmembran ungefaltet bleibt und daher die im Bereich der ventralen und noch mehr der dorsalen Falte gelegenen Zellen stark in die Länge gezogen werden, so dass sie nicht mehr im Stande sind, den Raum zwischen Intima und Basalmembran vollkommen auszufüllen und ziemlich weite Zwischenräume zwischen einander frei lassen. Wenn wir berücksichtigen, dass die Dilatatoren sich dorsal und ventral an die Basalmembran ansetzen und durch ihre Contraction die beiden in der Mitte sich berührenden Chitinfalten in einander entgegengesetzter Richtung bewegen, um ein Vacuum zum Einpumpen der grössten Theils flüssigen Nahrung herzustellen, so müssen wir scheinbar den lang ausgezogenen Zellen eine sehnenartige Rigidität zuschreiben; denn sie verbinden die Basal-

membran mit der Intima und müssen, dem Zuge der Muskeln folgend, die Intima nach aussen ziehen. Da ich indessen nicht selten Schnitte sah, bei welchen die Zellen entweder in der Mitte zerrissen oder ausser allem Zusammenhang mit der Intima waren, darf die Rigidität der lang gezogenen Zellen nicht sehr hoch angeschlagen werden und dürfte nicht genügen, die Möglichkeit der Zugwirkung der Dilatatoren auf die Intima verständlich zu machen. Nun sehen wir aber den Raum zwischen der Intima und Basalmembran im Bereich der breiten dorsalen und ventralen Falte allseitig abgeschlossen und von den Zellen, welche Luft oder Flüssigkeit in ihren Zwischenräumen enthalten mögen, ausgefüllt. Unter der Voraussetzung, dass keine Communication dieses Raums mit der Aussenwelt besteht (und normaler Weise besteht sie nicht), muss die Intima der Muskelcontraction folgen. Bei einer Verletzung der diesen Raum einschliessenden Wände muss dann die Contraction der Muskeln die Zellen zerreissen, weil der Saugwirkung durch die Verletzungsöffnung hindurch Folge geleistet wird. Bei der Präparation kann eine solche Verletzung sehr leicht eintreten. Da die Möglichkeit der Uebertragung des Muskelzuges auf die Intima durch eine geringfügige Verletzung der Basalmembran in Frage gestellt werden müsste, während bei der Intima wegen ihrer bedeutenden Stärke dieser Zufall ausgeschlossen erscheint, finden wir gerade an der dorsalen und ventralen Falte die Basalmembran nicht unerheblich verstärkt. Aus den angeführten Gründen glaube ich den Epithelzellen an dieser Stelle keine grössere Festigkeit zuschreiben zu dürfen, als ihnen auch sonst im ganzen Oesophagus eigen ist.

Gehen wir etwas weiter oralwärts, so erscheint das Querschnittsbild des Oesophagus, wie ich es in Fig. 6 wiedergegeben habe. Wir sehen, dass auch die ventrale Innenfalte geschwunden ist, deren früheres Vorhandensein nur noch durch die beiden sie seitlich begrenzenden kleinen Einfaltungen der Intima angedeutet ist, durch welche sich gleichzeitig noch die ursprüngliche Vierlappigkeit des Querschnitts ausspricht. An der ganzen ventralen, nach innen concaven Wand sind die Epithelzellen flach gedrückt und die Kerne rundlich bis oval, während an der nach aussen concaven dorsalen Wand lang gestreckte Zellen mit ziemlich weiten Zwischenräumen und in die Länge gezogenen Kernen sich vorfinden, ganz ähnlich den in Fig. 5 dargestellten. Die Basalmembran behält an der ganzen convexen (ventralen) Seite ihre normale Stärke bei. Dorsal jedoch spaltet sie sich nicht fern von den Umbiegungsstellen, an welche die Dilatatoren sich ansetzen, in zwei Lamellen, und der Zwischenraum wird von einer

lockern oder soliden (das Verhalten schwankt bei den verschiedenen Objecten) Masse ausgefüllt, welche deutliche Längszüge und in weitern Zwischenräumen diese kreuzende Querzüge erkennen lässt und sich etwas blasser roth (Säurefuchsin) färbt als das Plasma der Epithelzellen, von welchem sie durch die zarte innere Lamelle abgegrenzt ist, welche, wie die äusserste Grenzschicht der Intima, einen vielfach gezackten Verlauf nimmt. Wir sehen hier also die in Fig. 5 schon auffallende Verstärkung der Basalmembran in noch höherm Grade weiter geführt, ein Verhalten, das mit dem Saugmechanismus in Zusammenhang steht. Ich komme sogleich hierauf zurück, nachdem ich die Beschreibung des Oesophagus beendet haben werde.

Die chitinöse, hier wie im ganzen Oesophagus eine starke lamellöse Schichtung aufweisende Intima trägt an der ventralen Seite, soweit sie durch die kleinen seitlichen Einfaltungen des Chitins begrenzt wird, d. h. also an der weiter hinten mächtiger werdenden Ventralfalte, in das Darmlumen hineinragende, nach hinten gerichtete Chitinzähne, welche in der Figur nur so weit dargestellt sind, wie sie auf einem Querschnitt gesehen werden können. Die in die Schnittebene fallenden Theilchen der weiter vorn stehenden Zähnchen sind in der Figur nicht wiedergegeben und auch in Fig. 7 fortgelassen. Die beiden Seitenpartien, welche durch die kleinen Falten ventralwärts und durch die Umbiegungsstellen (die Ansatzflächen für die dorsalen Dilatatoren) dorsalwärts begrenzt sind, bleiben frei von Stacheln, welche dagegen in überaus kräftiger Entwicklung wieder die innere Convexität der dorsalen Einfaltung besetzt halten. Ihre stärkere Ausbildung den ventralen Zähnen gegenüber beweisen sie schon durch ihre dunkle braune bis schwarze Eigenfarbe, welche mit einer Verfestigung des Chitins, wie es scheint, immer verbunden ist. Die sie tragende Chitinlage ist kaum halb so dick wie die übrige Chitinauskleidung dieser Partie des Oesophagus. Gehen wir weiter oralwärts, so sehen wir unter allmählicher Verdünnung der ventralen Chitinauskleidung die Zähne beständig an Zahl zunehmen, ihr Gebiet seitwärts immer weiter ausdehnen, indem sie zugleich lateralwärts an Grösse zunehmen. Schliesslich wird ein Stadium erreicht, auf welchem sowohl die mittlere dorsale als auch ventrale Partie der Intima von Stacheln frei bleibt und diese, nur die beiden grossen Seitendivertikel des Oesophagus (Fig. 7) auskleidend, einander gegenüber stehen. Indem diese Divertikel sich stärker seitlich ausgezogen haben, hat sich eine seichte ventrale Einbuchtung an Stelle der frühern (Fig. 6) Convexität entwickelt und Veranlassung zur Bildung zweier kleiner ventrolateraler Divertikel

gegeben (Fig. 7). Diese und die ventrale Einbuchtung bleiben frei von Zähnchen. Das Epithel, dessen Zellen an keiner Stelle mehr in der Weise in die Länge gezogen erscheinen wie weiter analwärts (Fig. 5 u. 6), ist mit Ausnahme einiger Stellen cylindrisch und seine Kerne lang oval. An der ventralen Einbuchtung erscheinen die Zellen stark abgeplattet, und an den distalen Partien der lateralen grossen Divertikel bildet das Epithel meist nur einen dünnen Ueberzug mit platten, in weiten Abständen von einander liegenden Kernen. Die Basalmembran zeigt hier an der dorsalen Wand ein schwächeres Gefüge als weiter hinten. In die äussere Lamelle eingestreut fand ich in der Regel eine geringe Anzahl von Kernen, welche sich zuweilen bedeutend steigern kann; in solchen Fällen finden sich dann die Kerne auch in die Zwischensubstanz eingelagert, deren nicht constantes Verhalten in Structur und Ausdehnung hier nur erwähnt sein mag, um dem Missverständniss vorzubeugen, dass es sich stets um eine Ausbildung handle, wie sie in Fig. 7 dargestellt ist.

Hinsichtlich des Epithels sei hier nur kurz noch Folgendes erwähnt: Seine Lage zur Intima, von der ich es in allen Fällen durch einen weiten Zwischenraum getrennt sah (Fig. 7), glaube ich nicht als die normale bezeichnen zu dürfen. Ich bin vielmehr der Ansicht, dass im Leben die Chitinauskleidung dem Epithel überall lückenlos aufliegt und die Trennung beider erst eine Folge der Eingriffe beim Präpariren oder Conserviren ist. Weil mir aber thatsächlich unter einer grössern Anzahl verschiedener Objecte kein einziges vorlag, welches die hypothetische normale Lage zeigte, habe ich, um nicht meine Auffassung in die Figur hinein zu zeichnen, es vorgezogen, diese genau dem Original entsprechend wiederzugeben.

Betrachten wir, von der Fig. 7 aus oralwärts gehend, den Anfangstheil des Oesophagus, so finden wir diesen (Fig. 8) zwar bedeutend enger als den eigentlichen Saug- und Zerkleinerungsapparat, aber im Allgemeinen in derselben Form. Die Zähne fehlen an der immer noch starken Chitinintima vollständig, und mit den Dilatatoren vermissen wir auch die Verstärkung der Basalmembran. Sonst machen sich keine wesentlichen Unterschiede geltend.

Von einer reconstruirenden Darstellung des Oesophagus glaube ich absehen zu können, da aus der stufenweise fortschreitenden Beschreibung mit Zuhülfenahme der Figuren das Verständniss des Baues im Ganzen kaum irgend welchen Schwierigkeiten begegnen wird. Es bleibt nur noch übrig, die Oesophagusmusculatur mit einigen Worten zu berücksichtigen und daran anschliessend darzulegen, wie man sich

die Thätigkeit des Oesophagus bei der Nahrungsaufnahme zu denken habe.

Die Muscularis des Oesophagus besteht aus einer äussern Ring- und innern Längsfaserlage, deren Stärke ziemlich variabel ist. Zu diesen Ring- und Längsfasern kommen im vordern Abschnitt namentlich, welcher die Bedeutung eines Saug- und Kauapparats hat, kräftige Dilatatoren, deren Aufgabe es ist, neben der von den übrigen Muskeln bewirkten Peristaltik eine kräftige Erweiterung des Hohlraums herbeizuführen, welcher sich an die Mundhöhle anschliesst, und hierdurch das Blut und den weichen Inhalt des Beutethiers in den Oesophagus hinein zu pumpen.

Alle Muskeln sind quer gestreift, wenn auch diese Streifung mit sehr verschiedener Deutlichkeit und in häufig wechselnder Bildung auftritt, je nach dem Contractionszustand, der Conservirung, Beleuchtung und Färbung. Im Wesentlichen erscheint hier die Querstreifung, wenngleich meist weniger deutlich und in den Einzelheiten schwächer ausgeprägt, in derselben Form wie am Pylorusabschnitt des Enddarms. Das Sarkolemma nimmt Säurefuchsin, der ganze übrige Theil der Faser Pikrinsäure auf. Die bandförmige Anordnung der Muskelsäulchen ist an den Querschnitten meist dadurch scharf hervorgehoben, dass von der Peripherie, also vom Sarkolemma aus, radiäre Strahlen zwischen sie eindringen, welche wie dieses roth (Säurefuchsin) gefärbt erscheinen. In manchen Fällen war es indessen nicht möglich, dieses charakteristische Querschnittsbild zur Anschauung zu bringen.

Ich will hier anschliessend noch zwei Punkte erwähnen, welche für die Deutung der spätern Regenerationsbilder von Wichtigkeit sind. Ganz allgemein werden auf Schnitten zwischen der Basalmembran und der äussern Ringmuskellage keine oder doch nur sehr vereinzelte Bindegewebszellen angetroffen. Nur im Umkreis des Imaginalrings lassen sie sich in grösserer, wenn auch nicht sehr bedeutender Anzahl nachweisen. Hier liegen sie einzeln oder zu kleinen Häufchen vereinigt (Fig. 1 *bgw*) zwischen den Muskelfasern. Das an dieser Stelle zuerst nachweisbare Auftreten von Leukocyten während der Regeneration der Musculatur legt die Vermuthung nahe, dass die hier angehäuften Zellen entweder die Ascendenten der Leukocyten oder schon diese selbst sind. Auch die Musculatur weist hier eine Eigenthümlichkeit auf, welche, weniger an eine bestimmte Stelle localisirt, auch an andern Abschnitten des Oesophagus in Erscheinung tritt. Hier, in der Umgebung des Imaginalrings, trifft man in der Musculatur ganze Nester rundlicher, dicht bei einander liegender Kerne an (Fig. 1 *kh*),

während die Muskelkerne in der Regel weit aus einander liegen und stärker in die Länge gezogen sind. Nachdem mir diese peripherischen Kernnester der Muskelfasern zuerst nahe der Grenze zwischen Oesophagus und Mitteldarm aufgefallen waren (Fig. 1), fand ich sie später auch an der Stelle wieder, welche den Uebergang vom Saugapparat zum Leitungsrohr des Oesophagus vermittelt (Fig. 4, 5 *kh*). Auch sonst lassen sich diese Kernhäufchen sehr vereinzelt in der Musculatur nachweisen. Sie sind von einem gemeinsamen fibrillenfreien Plasmahof umgeben und wölben zuweilen das Sarkolemma nach aussen vor (Fig. 4 *kh*). Wie schon erwähnt, beginnt nicht allein die Neubildung des Oesophagusepithels mit einer ungeheuren Kernvermehrung im Imaginalring, sondern nimmt auch die Regeneration der Musculatur ihren Ausgang von der Grenze zwischen Mittel- und Vorderdarm, also im Umkreis des Imaginalringes. Da sich nun hier insbesondere jene Kernhäufchen finden, glaube ich schliessen zu dürfen, dass es sich in ihnen um Imaginalkerne handelt, welche für die Regeneration der Muskeln dieselbe Bedeutung haben wie die Zellen des Imaginalrings für das Epithel und dass sie als Reste einer Ueberproduction während des Wachsthums der Larve im Zustand der Indifferenz verharren.

Der ganze Oesophagus ist von einer, wie es scheint, kernlosen „serösen Hülle" umgeben. Im hintern Abschnitt ist sie leicht durch Färbung mit Säurefuchsin zur Anschauung zu bringen und zeigt sich auf Längsschnitten in Gestalt eines feinen Fadens, welcher an den Muskeln von Querschnitt zu Querschnitt zieht, sich diesen bei der Berührung von aussen eng anschmiegend. Durch diese enge Apposition an die Ringfasern wird ihr Nachweis an Querschnitten, welche das Längsschnittbild der Ringmuskeln zeigen, erschwert. Im vordern Abschnitt scheint die Hülle zu fehlen, wenigstens konnte ich sie mit Sicherheit nicht nachweisen.

Die Dilatatoren treten als kräftige, quergestreifte Muskeln an die dorsale und ventrale Wand des Saugapparats heran, und zwar stets an diejenige Stelle, welche den Uebergang zu der lateralen Partie jederseits bezeichnet (Fig. 5—7). Am aboralen Ende des Saugapparats wirkt ihre Contraction einfach nur dahin, dass die gegenüber liegende innere dorsale Wand von der ventralen entfernt wird. Weiter nach vorn aber (Fig. 6) ist die Basalmembran zum Hülfsapparat geworden, um den Zug der Muskeln, welcher allein an einer ziemlich unwirksamen Stelle ansetzt, auf die ganze dorsale Wand zu übertragen. Indem die dorsalen Dilatatoren, denen die ventralen entgegenwirken,

einen nicht nur dorsalwärts, sondern auch nach der Seite gerichteten Zug ausüben, wird die verdickte Basalmembran aus ihrer bauchwärts convexen Lage gerissen und gestreckt und bewirkt so eine Vergrösserung des Darmlumens, wirkt also nach Art eines Saugpumpenkolbens. Diese Wirkung wird in der weiter oralwärts gelegenen Partie des Saugapparats (Fig. 7) noch durch die Form erhöht, welche hier die dorsale Falte angenommen hat, und findet eine weitere Unterstützung durch die ventrale Falte, welche en miniature die dorsale wiederholt und durch ihre Spannung ähnlich wirkt wie jene. Die Antagonisten der Dilatatoren sind die Ringmuskeln, deren Contraction dem Oesophagus im Querschnitt die Formen der Figg. 5—7 giebt. Ihr Druck findet seine Angriffspunkte vornehmlich in den lateralen Kanten, an welche sie sich anlegen, während sie über die Faltenzwischenräume sich frei herüberspannen. Während des Saugens zerreissen die gegen einander wirkenden, nach hinten gerichteten Stacheln der Chitinauskleidung die ohnehin weichen Bestandtheile der aufgenommenen Nahrung, welche dann durch den hintern, nur als Leitungsrohr und in geringem Grade auch wohl als vorläufiger Aufbewahrungsort dienenden Abschnitt des Oesophagus dem Mitteldarm zugeführt wird.

Die Regeneration des Oesophagusepithels.

I. Stadium.

Die erste Veränderung innerhalb des Oesophagus, welche die Regeneration des Epithels und seiner Derivate einleitet, besteht in der Abhebung der gesammten Chitinintima, welche, Anfangs ihre Form beibehaltend, bald im Darmlumen zusammengedrängt wird, wo sie unter Verlust ihrer ursprünglichen Gestalt so lange liegen bleibt, bis sie mit der Larvenhaut, in welche sie an den Mundrändern übergeht, abgeworfen wird.

Sobald die Trennung der Intima vom Epithel stattgefunden hat, findet man in ihrer Umgebung, jedoch nur nahe der Grenze zwischen dem larvalen und imaginalen Epithel, eine grössere Anzahl von Kernen, welche ziemlich regellos innerhalb einer zusammenhängenden Plasmamasse liegen und zunächst durchaus keine Spuren des Verfalls zeigen. Weiter oralwärts nimmt die Anzahl der Kerne beständig ab; schliesslich liegen sie ganz vereinzelt in einer geringen, zu einer granulösen Substanz zerfallenden Plasmamasse. Diese einzelnen Kerne sind jedoch schon stark in der Auflösung begriffen, während die analwärts von ihnen gelegenen noch völlig intact erscheinen. Ich will gleich hier erwähnen, dass, wie mir scheint, der frühere Zerfall dieser Kerne darin

seine Erklärung findet, dass sie, aus dem epithelialen Verband herausgerissen, leichter der Auflösung anheimfallen als die mit ihren Zellen noch in länger dauernder Verbindung bleibenden Kerne in der Nähe des Imaginalringes. Ich habe den Eindruck gewonnen, als gelangten die einzelnen Kerne dadurch in den Zwischenraum zwischen Epithel und Intima, dass durch ihr festeres Haften an letzterer einzelne Zellen bei der Abstossung der Intima von dieser aus dem Verband der Epithelzellen herausgerissen werden. In dieser Weise lässt sich das Vorkommen vereinzelter Kerne zwischen Intima und Epithel wohl am einfachsten erklären.

Noch weiter oralwärts, insbesondere da, wo die beiden differenten Oesophagusabschnitte in einander übergehen, hebt sich häufig mit dem Chitin nur die nach aussen von den Kernen gelegene Plasmaschicht ab und liegt in einiger Entfernung von der Intima einerseits und von den Epithelzellen andrerseits. Das Epithel zeigt, mit Ausnahme der abgetrennten Plasmafetzen, im ganzen vordern Abschnitt keine weitere Veränderung, als dass, vom Druck der Intima befreit, seine Zellen sich gegen die Darmaxe hin etwas erhöhen.

Innerhalb des Imaginalrings ist statt der zu erwartenden Zunahme im Gegentheil eine sehr bemerkenswerthe Abnahme der Kernanzahl zu constatiren. Das ganze Epithel ist niedriger geworden. Diese Erscheinung erkläre ich mir folgendermaassen: Das larvale Epithel weicht dem kräftigen Andrängen des imaginalen Zellenmaterials nach dem Darmlumen zu aus, so dass dem sich ausbreitenden imaginalen Epithel plötzlich ein relativ breiter Raum zur Verfügung steht. Indem es sich dieses Raums bemächtigt, finden die jungen Zellen Gelegenheit, sich weniger gedrängt anzuordnen, als es ihnen vordem möglich war. Weil also die imaginalen Zellen sich auf eine längere Darmstrecke vertheilen, erscheint der Imaginalring im Schnitt geringer entwickelt als vor der Abstossung des larvalen Epithels. Das nun zum Theil schon nur aus imaginalen Zellen neu gebildete Epithel zeigt noch in Fig. 9, also sehr nahe dem Imaginalring, stellenweise eine unregelmässige Anordnung, indem die Längsaxe der Kerne keine constante Lage zur Darmaxe einnimmt. In noch höherm Grade ist dies der Fall, wenn man in dem Präparat weiter nach vorn geht. Hier, wo mehr und mehr das larvale Epithel erhalten geblieben ist, erscheinen die Kerne theils rund, theils oval oder in die Länge gezogen und ohne regelmässige Anordnung. Zwischen den Zellen bleiben mehr oder minder grosse Zwischenräume frei, welche sich jedoch fast ausschliesslich auf den Raum zwischen der Basalmembran und den Kernen be-

schränken, während die innere Schicht eine weit grössere Solidität erkennen lässt. Dieses verschiedene Verhalten mag zum Theil darauf beruhen, dass das sich ausbreitende Zellenmaterial an der dem Darmlumen zugekehrten Seite, also am innern kleinern Kreise des Epithelrings, einen geringern Raum zur Verfügung hat als auf der Basalmembran.

An manchen Stellen sehen wir also das Epithel entschieden in gestörter Lagerung; und da die unveränderten Kerne kein Criterium dafür geben, ob es sich hier schon um regenerirtes oder um altes Epithel handelt, so können insbesondere etwas ältere Bilder als das in Fig. 9 dargestellte zu einer Täuschung führen, zu der sie mich bei *Hydrophilus* auch geführt haben. Dort lag ein Stadium entsprechend der Fig. 9 nicht vor, sei es, dass eine partielle Abstossung, wie sie bei *Cybister* und nach Pérez (1903) bei *Formica rufa* L. vorliegt, in geringerer Ausdehnung oder gar nicht vorkommt, sei es, dass mir das betreffende Stadium fehlte, was bei der schwierigen Controle des Alters der Larven vor der Verpuppung sehr wohl möglich ist. Die Beschaffenheit des Epithels liess mich auf seinen Verfall bei *Hydrophilus* schliessen, und die spärlichen Kerne im Lumen des Oesophagus deutete ich als Phagocyten, welche durch die Lückenräume des weiter oralwärts vielfach in seiner Continuität gestörten Epithels eingewandert seien, um die Reste des alten Epithels aufzunehmen. Da es sich aber im hintern Abschnitt schon um regenerirtes Epithel handelte, dessen Kerne sich von denen des vordern Abschnitts durch ihr frisches, noch auf keinen Verfall hindeutendes Aussehen unterschieden, glaubte ich, diesen Unterschied auf Rechnung einer von vorn nach hinten fortschreitenden Degeneration schieben zu sollen, und kam zu der irrthümlichen Deutung, dass einer von vorn nach hinten fortschreitenden Auflösung des Oesophagusepithels erst die Neubildung vom Imaginalring aus folge. Wie nun aber der Vergleich mit dem umfassendern Material von *Cybister* und den sich hier auch weit klarer darstellenden Verhältnissen ergiebt, ist der Verlauf gerade umgekehrt. Auch bei *Hydrophilus* betheiligen sich keine Phagocyten an der Auflösung des Oesophagusepithels, dessen Ersatz vom Imaginalring aus nach theilweiser Abstossung des alten Epithels durch den übrig gebliebenen Larvenzellen sich zugesellende Imaginalzellen bewirkt wird.

Ueberall da, wo sich die Intima vom Epithel abgehoben hat, sehen wir dieses höher werden, d. h. die Zellen nehmen mehr oder minder cylindrische Form an. Kerne, deren Längsaxen der Darmaxe parallel laufen, finden sich nirgends mehr im larvalen Epithel. Zunächst ist

diese Streckung der Zellen in der Längsaxe (senkrecht zur Darmaxe) nur dem verminderten Druck nach Abhebung der Intima zuzuschreiben. Später jedoch macht sich auch der von hinten nach vorn gerichtete Druck des oralwärts rückenden neuen Epithels formverändernd geltend und führt dazu, dass die freien Zwischenräume zwischen den sich ausdehnenden Zellen wieder geschlossen und diese noch höher cylindrisch werden.

Der erste mir in meinen Schnittserien vorliegende Process der Umbildung stellt sich in meiner Auffassung folgendermaassen dar. Die schon im letzten Stadium vor dem Beginn der Neubildung des Oesophagusepithels beobachteten Kerntheilungen innerhalb des Imaginalrings haben zu einer starken Verdickung der Imaginalanlage geführt bis zu der Grenze, welche ihr der vorhandene Raum anweist. Nach der Abstossung der Intima drängt die imaginale Zellenmasse kräftig gegen das larvale Epithel vor und hebt dieses wenigstens an der Grenze total, weiter oralwärts jedoch nur noch theilweise von der Basalmembran ab, um es ins Innere des Darms zu schieben. Hier tritt nun die Frage an uns heran, warum der Druck, welcher in der imaginalen Zellenmasse herrscht, sich nicht nach der Seite des geringsten Widerstands hin äussert, welche nach dem Lumen zu liegt, das nur zum (wenn auch grössten) Theil von der abgestossenen Intima eingenommen wird. Ich glaube, dass hier nur der Muskeldruck zur Erklärung herangezogen werden kann, welcher dahin wirkt, die innern Ränder der Imaginalanlage schon eng gegen einander zu pressen, während bei gleichem Druck über seine oralwärts liegende Grenze hinaus noch immer einiger Spielraum bleibt, so dass hier der einzige Weg frei ist für die Ausbreitung des imaginalen Zellenmaterials. Diesem Muskeldruck muss es auch zugeschrieben werden, dass die am weitesten analwärts gelegenen Partien der Imaginalanlage sich pfropfartig ein wenig in den Mitteldarm einschieben, welcher durch eine wohl ausgebildete äussere Ringfurche sich scharf mit enger Oeffnung vom Oesophagus abgliedert und so einen provisorischen festen Verschluss zwischen beiden Darmabschnitten herstellt. So erklärt sich die geringere Mächtigkeit der Imaginalanlage in diesem ersten Stadium des Regenerationsprocesses; denn ihr Material vertheilt sich gleichmässig auf den gewonnenen Raum, welchen das abgehobene larvale Epithel frei gegeben hat, und zugleich runden sich die Kerne unter dem verminderten Druck mehr ab. Diese partielle Abstossung des larvalen Epithels als Einleitung der Regeneration lässt auf einen viel energischern Vorgang schliessen, als alle spätern Stadien ihn ver-

muthen lassen. Wir werden weiterhin sehen, dass von einer weitern Abstossung des larvalen Epithels in dem grössern übrigen Abschnitt des Oesophagus keine Rede ist; denn die Abstossung einzelner, wenn auch oft zusammenhängender grösserer Plasmafetzen, welche nur ganz ausnahmsweise vereinzelte larvale Kerne enthalten, kann kaum mit der totalen Abhebung des Epithels an der Grenze zum Imaginalring verglichen werden.

II. Stadium.

Im weitern Verlauf der Neubildung des Epithels sehen wir zunächst den Imaginalring durch karyokinetische Vermehrung seiner Kerne wieder erheblich an Umfang zunehmen, so dass sein Zellenreichthum seine deutliche Abgrenzung den anstossenden Partien gegenüber ermöglicht. Es scheint, als beginne die Verschiebung des proliferirenden imaginalen Zellenmaterials erst, nachdem der eigentliche Imaginalring eine gewisse Stärke erlangt und eine geringe Verschiebung seiner Lage erfahren hat. Das Studium von Längsschnittbildern lehrt nämlich, dass die in den Mitteldarm hineinragenden Zipfel sich zu einem soliden Pfropf zusammengeschlossen haben, welcher jede Communication mit dem Oesophagus ausschliesst. Oralwärts von diesem Pfropf lassen sich 3—4 kleine Querfalten erkennen, während eine Querfaltung sonst auch auf diesem Stadium dem ganzen Oesophagus fehlt. In diesen Querfalten erscheinen die Zellen in regelrechter einschichtiger, epithelialer Anordnung. Dies ist der kurze Abschnitt, durch welchen der später complicirte Kauapparat der Imago mit dem Drüsenmagen oder Mitteldarm in Verbindung steht und welchen ich kurz als Oesophagusstiel bezeichnen werde. Ein Querschnitt durch diese Region ist in Fig. 11 dargestellt. An diese Falten schliesst sich nun oralwärts unmittelbar ein immer mächtiger anschwellender Ringwulst an, welcher mit fortschreitendem Wachsthum sein Lumen mehr und mehr verdrängt. In seiner Wand lassen sich so lange Kerntheilungsfiguren in allerdings auffallend geringer Anzahl nachweisen, bis sie das Lumen fast ganz verdrängt hat (Fig. 12). Den oralwärts verschobenen, auf dem Querschnitt durch 4 Längsfalten vierlappigen Imaginalring stellt Fig. 10 dar auf einem Stadium, welches der partiellen Abhebung des alten Epithels folgt. Die Intima hat sich bis zu seiner vordern Circumferenz oralwärts verschoben und ist von einer körneligen Masse umgeben, dem Zerfallsproduct des abgestossenen larvalen Epithels. Die stumpfen Lappen des imaginalen Abschnitts nehmen nun beständig an Ausdehnung zu und werden, dem fortwährend gesteigerten Druck

nachgebend, zu 4 tiefen, regelmässigen Längsfalten, an deren Bildung sich indessen die Basalmembran nicht betheiligt. Sie folgt bis zur Grenze ihrer Elasticität der Faltung (Fig. 10), reisst dann ein (Fig. 12), und die Lücken werden sehr schnell durch eine neu gebildete Membran überbrückt (Fig. 13, 14). Der Imaginalring nimmt allmählich auf dem Querschnitt die Form eines eisernen Kreuzes an (Fig. 12). An den Aussenfalten liegen die Kerne dicht gedrängt und stark in die Länge gezogen, aber in regelmässiger Anordnung, mit der längsten Axe senkrecht zur Basalmembran von aussen nach innen in mehreren Lagen unter einander. Sie weichen jedoch, soweit es der dicht erfüllte Raum gestattet, unverkennbar einander aus, so dass eine mehrschichtige Lagerung der Zellen nur vorgetäuscht wird, wie es die innern Falten deutlich erkennen lassen. Die Zellgrenzen sind nämlich bei der engen Apposition nur schwer zu verfolgen und stark verwischt, während sie bei den innern Falten wenigstens zwischen den Kernen und der Basalmembran ganz deutlich zur Anschauung kommen. Hier haben sich die Zellen unter der doppelten Wirkung des Druckes, der zur Faltenbildung führt, und der sie an der Basis festhaltenden Basalmembran ausserordentlich in die Länge gestreckt, so dass der zwischen der Kernlage und der Basalmembran frei bleibende Raum von ihnen nicht mehr ausgefüllt wird und die neben einander liegenden Zellkörper gesondert sichtbar werden als lange, von der Basalmembran zu den Kernen ziehende Fäden. Auf diesem Stadium, dessen Form sich im Wesentlichen bis in das Puppenstadium erhält, fand ich keine Kerntheilungsfiguren, und ich glaubte zunächst daraus schliessen zu dürfen, dass Kerntheilungen nicht mehr vorkommen, nachdem eine so starke Vermehrung der Kerne erzielt worden ist, wie aus einem Vergleich der Fig. 12 mit Fig. 2 ersichtlich ist. Da sich aber auf noch ältern Stadien und namentlich auch bei der Puppe wieder Mitosen an dieser Stelle nachweisen lassen, bin ich zweifelhaft, ob es sich hier thatsächlich um einen Stillstand der Kerntheilungen handelt oder ob die Larven nur während einer Tageszeit conservirt wurden, in welcher normaler Weise die Kernvermehrung ruht. Auf diese gehe ich gelegentlich der Beschreibung des Puppendarms näher ein.

Wie Fig. 10 die genetische Vorstufe des Stadiums Fig. 12 darstellt, so gilt dies auch für die in den Figg. 13 und 14 dargestellten Schnitte. Das neue Epithel gesellt sich, nachdem es erst einmal die Stelle des alten abgestossenen Theils desselben eingenommen hat, dem larvalen Epithel einfach zu, dessen Masse es durch die Mittelstufe Fig. 10 immer mehr vergrössert, bis die Querschnittsbilder Fig. 13

und 14 entstehen. Eine über das hier erreichte Maass hinausgehende Vermehrung findet während der Larvenperiode nicht mehr statt.

Je weiter wir von Fig. 12 aus oralwärts gehen, um so mehr gewinnt das Querschnittsbild ein anderes Aussehen durch das Auftreten einer innern grössern Anzahl kleiner Längsfalten. Um diesen ganz allmählichen Uebergang zu veranschaulichen, habe ich aus einer Serie die in Fig. 12—15 dargestellten Querschnitte zur Abbildung herausgegriffen. Die Zwischenstufen kann man sich leicht ergänzen. Vom Imaginalring aus sehen wir die Ausdehnung des Oesophagus bis zur Fig. 15 beständig zunehmen. In Fig. 13, welche der Lage nach ungefähr der Fig. 3 entspricht, sehen wir als erste Andeutung der Längsfaltenbildung die eigenthümliche Anordnung der Kerne in den innern Falten. In Fig. 14 sind diese innern Falten bereits durch zwei secundäre Einfaltungen im Querschnitt dreilappig geworden, und in Fig. 15, welche die Fig. 10 nicht mehr zur genetischen Vorstufe hat, kommt die Form des eisernen Kreuzes gar nicht mehr zur Erscheinung, und die unregelmässige Anordnung der Kerne lässt erkennen, dass die Neubildung hier noch nicht bis zu der Stufe gelangt ist, die wir weiter analwärts erreicht sehen. Die Figg. 16 und 17 stellen Schnitte durch eine Region dar, welche, nahe dem Ende des Saugapparats gelegen, soeben von der Regenerationswelle erreicht (Fig. 17) und ergriffen (Fig. 16) worden sind.

Werfen wir nun einen Blick auf die Regeneration des hintern Oesophagusepithels zurück, so stellt sie sich, kurz zusammengefasst, folgendermaassen dar. Die Intima hebt sich von dem Epithel ab, wahrscheinlich unter Mitwirkung kräftiger Muskelcontractionen. Jedenfalls ist aber eine Lockerung des dem Chitin anliegenden Plasmas die Bedingung, unter welcher diese Loslösung erst möglich wird; und eine Lockerung des Plasmas lässt sich daraus schliessen, dass es sich fetzen- und schichtenweise einwärts von den Kernen ablöst, um zu einer körneligen, roth (Säurefuchsin) färbbaren Masse (Fig. 15, 16 *zp*) zu zerfallen. Durch das plötzliche Nachlassen des von der Intima auf das dem Imaginalring benachbarte Epithel ausgeübten Gegendrucks schiebt sich das imaginale Zellenmaterial gewaltsam gegen das larvale Epithel vor, das ihm keinen Widerstand mehr entgegensetzen kann und ihm ins Innere des Darms ausweicht. Seine Stelle wird sofort von dem imaginalen Epithel eingenommen, während das larvale, soweit es von der Basalmembran getrennt worden ist, in der Umgebung der zusammengeknitterten Intima zerfällt. Indem sich an der Grenze zum Mitteldarm ein solider Pfropf bildet, welcher diesen vom Oeso-

phagus abschliesst, wird der Imaginalring durch einige zwischen ihn selbst und den Pfropf sich einschiebende Querfalten etwas oralwärts verschoben und nimmt die Gestalt eines breiten, vierlappigen Ringwulstes an. Seine Zellen rücken unter beständiger Vermehrung ihrer Anzahl oralwärts und drängen das larvale Epithel zusammen, ohne dass jedoch eine weitere Abhebung des larvalen Epithels von der Basalmembran stattfindet. Ich finde in meinen Schnittserien keinen Anhalt für die Annahme, dass die Zellen des larvalen Epithels sich auflösen und ihre Zerfallsproducte etwa von den imaginalen Zellen aufgenommen werden. Hier und da findet man wohl stärker gefärbte Kügelchen zwischen den regenerirten Zellenschichten, welche auf den Zerfall von Kernen hindeuten. Aber wenn es sich in ihnen auch um larvale Chromatolyten handelt, so steht doch ihre sehr geringe Anzahl in gar keinem Verhältniss zu den erhalten gebliebenen larvalen Kernen. — Da sich unter den gleichen Druckverhältnissen der Unterschied in der Form der larvalen und imaginalen Kerne, welcher sich bei der erwachsenen Larve deutlich zeigt, vollkommen ausgeglichen hat, bleibt als Criterium nur noch die oben erwähnte Verschiedenheit im Aussehen, welche indessen keine sichere Unterscheidung mehr möglich macht, sobald die Kerne mit einander vermischt erscheinen. Lässt sich hiernach auch nicht mit absoluter Bestimmtheit behaupten, dass die larvalen Kerne des hintern Oesophagusabschnitts die Metamorphose überdauern, so erscheint es doch sehr wahrscheinlich mit Rücksicht auf das Fehlen aller sichern Anzeichen für ihren totalen Schwund.

III. Stadium.

Im letzten Larvenstadium kurz vor der Häutung zur Puppe, bei welcher die Intima aus dem Lumen des Oesophagus entfernt wird, sehen wir die Form des eisernen Kreuzes unter beständigem Seichterwerden der Falten nach vorn rücken. Thatsächlich ist aber von einem Vorrücken dieser Kreuzfigur, welches in einer fortschreitenden Vermehrung der Zellen seinen Grund haben und dahin führen müsste, dass auch am Vorderende das charakteristische Querschnittsbild in Erscheinung träte, genau genommen nicht die Rede. Vielmehr rückt der vierlappige Ringwulst zwar seine vordere Grenze immer weiter vom Mitteldarm ab, doch nähert sich diese der Mundöffnung nicht, und es handelt sich somit um ein Wachsthum des grössern hintern Oesophagusabschnitts nicht nur in die Länge, sondern auch in die Weite; letzteres geht Hand in Hand mit der Abflachung der 4 Längswülste

und führt schliesslich zur Bildung eines Kropfes. Das Lumen ist nicht überall gleich weit, sondern hat unweit der Mitteldarmgrenze unter continuirlicher Zunahme von hinten nach vorn das Maximum seiner Ausdehnung erreicht, um dann oralwärts sehr allmählich wieder enger zu werden. Man sollte nun erwarten, dass zwischen der Kreuzfigur und dem vordern Abschnitt, der dieses Querschnittsbild nicht zeigt, eine Uebergangsstelle sich finden müsste, wie sie für ein jüngeres Stadium in Fig. 15 dargestellt ist. Aber ein solches Bild findet sich in diesem letzten Larvenstadium nirgends, und die Stelle, an welcher es bei der jüngern Larve lag, ist jetzt durch die Kreuzfigur eingenommen. Auch lassen sich an den innern Leistenwänden an keiner Stelle mehr secundäre Falten nachweisen, sondern diese sind mit der Erweiterung des Lumens verloren gegangen. Der Uebergang von der Kreuzform zum angrenzenden Oesophagusabschnitt findet einfach in der Weise statt, dass die Längsfalten sich so lange abflachen, bis wir im Querschnitt einen einfachen Ring erhalten, welcher dem in Fig. 16 dargestellten Querschnitt (durch eine andere Region eines jüngern Stadiums) der Form nach entspricht und dessen Epithel sehr viele rundliche bis ovale Kerne enthält, deren Anzahl oralwärts allmählich abnimmt. Von der Stelle an, welche der Lage nach der Fig. 5 entspricht und auf diesem Stadium nur unter Zuhülfenahme der Intima richtig localisirt werden kann, weil nur sie ihre ursprüngliche Form in groben Zügen trotz ihrer Destruction noch bewahrt hat, sehen wir den vordern Abschnitt des Oesophagus um so weniger verändert, je weiter wir oralwärts gehen. Zwar finden wir in der der Fig. 17 der Lage nach entsprechenden Partie die dorsale Längsfalte stark abgeflacht und weiter vorn im Bereich des Saugapparats die lateralen Falten dorsalwärts aufgebogen und einander medianwärts genähert. Aber eine Ausgleichung der Falten, welche die Erscheinung eines ringförmigen Querschnittsbildes herbeiführte, findet in dieser Region durchaus nicht statt.

Wir finden jetzt die Regeneration bis ungefähr dahin vorgeschritten, wo der intacte larvale Oesophagus im Querschnitt das Bild der Fig. 6 zeigt. Bis dahin scheinen imaginale Kerne vorgedrungen zu sein, doch lässt sich nicht erkennen, wie weit es sich um umgewandelte larvale Kerne handeln mag. Hier ist das Epithel scheinbar mehrschichtig, die Kerne stehen dicht gedrängt und nicht nur neben, sondern auch unter einander. Aber im Bereich des Zähnchen tragenden Kauapparats von der soeben erwähnten Stelle an oralwärts und bis zur Mundöffnung tritt uns das larvale Epithel unverändert entgegen. Nur die rundlichen, in relativ weiten Abständen von einander liegenden

Kerne zeigen ein den weiter hinten gelegenen (imaginalen + larvalen?) Kernen sehr ähnliches Aussehen hinsichtlich ihrer Färbung, so dass eine Veränderung ihrer Substanz angenommen werden muss. Eine Beimischung imaginaler Kerne hat sicher nicht stattgefunden, und da eine solche auch weiterhin nicht constatirt werden kann, überdauert hier das larvale Epithel die ganze Metamorphose. Bemerkt sei, dass ein circumoraler Imaginalring, auf dessen Rechnung etwa eine der Beobachtung entgangene Regeneration dieses Abschnitts zu setzen wäre, sich durchaus nicht nachweisen lässt.

Noch eine weitere Eigenthümlichkeit zeigt der vorderste Oesophagusabschnitt; während nämlich der weitaus grösste Theil des Oesophagus eine neu gebildete Intima jetzt noch nicht erkennen lässt, hat sich hier bereits eine der unverdickten Basalmembran an Stärke mindestens gleich kommende Chitinauskleidung gebildet, wie ich annehme, zum Schutz des Epithels vor der Reibung an der larvalen Intima, welche in ihrer ganzen Länge beim Abwerfen der Larvenhaut diese Partie passiren muss. Diese neu gebildete Intima geht continuirlich in die ebenfalls schon fertige äussere Chitinbekleidung des noch in der Larvenkopfkapsel steckenden Puppenkopfs über.

Die Umbildungen des Oesophagusepithels während der Puppenperiode.

1. Tag der Puppenperiode.

Der weitern Beschreibung der Regenerationsvorgänge innerhalb des Oesophagusepithels, welche sich an das letzte Larvenstadium anschliessen, lege ich eine 24 Stunden alte Puppe zu Grunde und sehe von der Einschaltung eines Zwischenstadiums, welches zum bessern Verständniss der langsam fortschreitenden Umbildung nichts beitragen würde, ab.

Die Figur des eisernen Kreuzes sehen wir dem ältesten beschriebenen Larvenstadium gegenüber auf eine nur wenig längere Strecke des Oesophagus ausgedehnt, d. h. also, das Wachsthum des Abschnitts, welcher im Querschnitt diese Figur zeigt und, wie wir später sehen werden, den complicirten imaginalen Kaumagen aus sich hervorgehen lässt, hat keine erheblichen Fortschritte gemacht. Aus dem Auftreten von Kerntheilungsfiguren, deren Anzahl wechselt (cf. Fig. 19 u. 20), ist zu entnehmen, dass ein Stillstand der Zelltheilungen noch immer nicht eingetreten ist, wenngleich dies für den hintersten Abschnitt des Oesophagus allerdings gilt; hier fehlen Kerntheilungen

jetzt durchaus, und das vierlappige Querschnittbild (Fig. 18) zeigt eine ziemlich regelmässige Anordnung der Zellen. Die Zellgrenzen treten scharf hervor, und die an den äussern Falten rundlichen, an den innern mehr ovalen Kerne lassen eine stets gleich nach der Häutung auftretende und durch Uebergänge vorbereitete charakteristische Beschaffenheit erkennen, welche sich in dem Contrast der stark tingirten Chromatinkörnchen gegen den farblosen übrigen Kerninhalt in erster Linie ausspricht. Ferner erscheint die Anzahl der Chromatinkörnchen gegen früher nicht unbedeutend vermindert, und ich sehe zwischen den wenigen grössern Körnchen eine grössere Anzahl kleinerer. Oft findet man auch in den äussern Faltenwänden nur 1—2 grössere (Paranuclein-) von zahlreichen kleinen (Nuclein-)Partikelchen umgebene Körnchen. Ein Vergleich der Fig. 18 mit einer den larvalen Oesophagus darstellenden Figur wird den Unterschied veranschaulichen. Eine äusserst zarte, mit Säurefuchsin färbbare Intima begrenzt hier das Epithel nach dem Darmlumen zu. Dieses ruht auf der unveränderten Basalmembran.

Gehen wir nun in demselben Object weiter nach vorn, so sehen wir das Querschnittbild allmählich die in Fig. 19 zur Hälfte dargestellte Gestalt annehmen. Denkt man sich diese Figur ergänzt, so kommt das Bild des eisernen Kreuzes, wenn auch gegen Fig. 12 etwas verändert, zur Anschauung. Neben der beträchtlichen Erweiterung des Lumens gegenüber der Fig. 18 fällt in erster Linie der grössere Kernreichthum des Epithels ins Auge. Die lang gestreckten Zellen schliessen sich mit deutlichen, aber im Einzelnen schwer zu verfolgenden Grenzen eng an einander. An der Aussenseite der innern Längsfalten sitzen sie nicht mehr, wie bei der Larve, gleichsam mit langen Stielen der Basalmembran auf, sondern diese dringt, in diesen ihren Theilen neu gebildet, tief in die Falten zwischen die Zellen ein, welche so eine grössere Stützfläche für ihre Fusspunkte gewonnen haben. Die Kerne gleichen hier nicht vollkommen den weiter hinten gelegenen, mit welchen sie jedoch die starke Färbbarkeit des Chromatins und vollständige Farblosigkeit der achromatischen Substanz gemeinsam haben. Doch ist das Chromatin auf eine grössere Anzahl kleinerer und unter sich mehr gleich grosser Körnchen vertheilt als im Epithel der Anlage des Oesophagusstiels (Fig. 18). Die Kernmembran, deren Nachweis dort unschwer gelingt, ist hier insbesondere da nicht sicher nachweisbar, wo die Kerne sehr gehäuft liegen, und weiter oralwärts fehlt sie, wenigstens im Bereich der innern Falten, ganz sicher. Hier (Fig. 20) gelingt es stellenweise nicht nur nicht, das Kernplasma vom

Zellplasma zu unterscheiden, falls die verschiedene Färbung es nicht ermöglicht, sondern auch gegen einander sind die Kerne so wenig abgegrenzt, dass man eine nur mit Chromatinkörnchen reich gefüllte Masse vor sich zu haben meint. Da, wo die Figur des eisernen Kreuzes zuerst deutlich hervortritt, wenn wir von hinten nach vorn gehen (Fig. 19), sehen wir die ersten Kerntheilungsbilder auftreten, wenngleich hier noch in beschränkterer Anzahl als weiter oralwärts (Fig. 20). Diese letztere Figur stellt $^1/_4$ des Querschnitts durch den weitesten Abschnitt des Vorderdarms dar. Da alle Schnitte in gleicher Vergrösserung wiedergegeben sind, ergiebt ein Vergleich der vervollständigt gedachten Figuren das comparative Verhältniss der Weite des Lumens. Die Verlängerung des Durchmessers gegen früher lässt sich leicht an Folgendem erkennen: Wir haben früher gesehen, dass im Lumen des Oesophagus ausser der Chitinintima eine granulöse Masse liegt, welche als Rest der zerfallenen abgestossenen Zellen der hintern Partie und der losgelösten Plasmafetzen anzusehen ist. Diese Körnchenmasse ruht nun auf einem Häutchen von ziemlicher Starrheit, welches der innern Grenzschicht des früher der Darmaxe näher gelegenen imaginalen Epithels entspricht; sie hebt sich von diesem ab, wenn das Epithel centrifugal wandert, und behauptet ihre ursprüngliche Lage. Der Weg, den das Epithel zurückgelegt hat, d. h. der Zwischenraum zwischen dem innern Häutchen und der innern Epithelgrenze, wird von einer matt rosa (Säurefuchsin) färbbaren Substanz eingenommen, in der sich dunklere Fäden, welche dem Ganzen eine zellige Structur verleihen, von dem Häutchen zur innern Epithelgrenze ziehen. Aus dem Abstand der letztern von dem aus Umsatz- oder Zerfallsproducten des Epithelplasmas gebildeten Häutchen lässt sich die stattgehabte Erweiterung des Lumens entnehmen. Die Intima ist nur durch eine dichtere, stärker färbbare innere Grenzschicht des Epithels vertreten.

Gehen wir von hier aus oralwärts, so werden mit der Abnahme der Weite des Oesophagus auch die 4 Längsfalten immer niedriger und lassen zum Theil eine secundäre Längsfaltenbildung erkennen. Schliesslich erhalten wir Querschnittsbilder von der allgemeinen Form der Fig. 15, nur sind die kleinen Falten weniger zahlreich. Natürlich behalten aber hier die Kerne das charakteristische Gepräge bei, welches sie weiter analwärts erkennen lassen, und ihre Anzahl nimmt nach vorn beständig ab. Auch hier hat ein Wachsthum in die Weite stattgefunden, das sich durch den Abstand des innern Häutchens von der Grenzschicht des Plasmas messen lässt. Weiter oralwärts gewinnen

bald 5 Längsfalten das Uebergewicht über die andern, an deren Bildung jedoch die Basalmembran nur in ganz beschränktem Maasse betheiligt ist. Wir erhalten also jetzt einen ausgesprochen pentagonalen Querschnitt, der sich weiter oralwärts wieder in einen unregelmässig tetragonalen verwandelt und der Fig. 18 in der Form nahe kommt. An der frühern hintern Grenze des Saugapparats sehen wir wieder 3 dieser Längsfalten schwinden und eine sich stark vergrössern. Von hier an oralwärts ist ein regelmässiges einschichtiges Epithel entwickelt, dessen runde Kerne deutlich das Gepräge der Regeneration tragen und dessen nur im Bereich der grössten Falte stärker in die Länge gezogene Zellen durch deutliche Grenzen geschieden sind. In grossen Zügen tritt uns die ursprüngliche larvale Form des Querschnitts überall im Saugapparat noch entgegen, nur gestört durch einige kleinere Falten, welche hier und da unregelmässig in das Lumen sich hineindrängen.

Ich recapitulire noch einmal kurz die Veränderungen, welche der Oesophagus zwischen dem letzten Larvenstadium und den ersten 24 Stunden der Puppenperiode erfahren hat.

Der ganze Darmabschnitt hat an Längen- und Weitenausdehnung gewonnen. In dem oralwärts vom Bereich der Anlage des imaginalen Kauapparats gelegenen Theil des Oesophagus, dessen ringförmiges Querschnittsbild im letzten Larvenstadium keine Faltung erkennen lässt, tritt dieselbe jetzt in verschiedener Höhe der Ausbildung hervor. Jedenfalls hängt dies mit dem Bestreben der Zellen zusammen, sich epithelial so anzuordnen, dass ihre Kerne auf gleicher Höhe Platz neben einander finden, welchen sie eben durch die Faltenbildung gewinnen. Die Regeneration hat ihren Abschluss nach vorn erreicht, wobei ich am vordersten Abschnitt eine Einwanderung imaginaler Zellen in das larvale Epithel nicht constatiren konnte, auch hier nirgends Kerntheilungen fand. Es erscheint demnach sicher, dass die larvalen vordersten Epithelpartien ohne Betheiligung imaginaler Zellen zunächst als Puppenepithel sich erhalten und ihre Kerne nur eine Umbildung ihrer Substanz erfahren, als deren Resultat sie das gleiche Aussehen gewinnen, welches wir an den Kernen der übrigen Oesophaguspartien beobachten konnten.

Karyokinesen.

Da die Vermehrung der imaginalen Kerne während der Regeneration eine ungeheuer starke ist, sollte man annehmen, Kerntheilungsfiguren auf allen Stadien der fortschreitenden Neubildung des Oeso-

phagus antreffen zu müssen. Der thatsächliche Sachverhalt entspricht aber dieser Voraussetzung keineswegs, da karyokinetische Figuren oder auch auf amitotische Theilung hindeutende Formen bei der überwiegenden Mehrzahl der von mir untersuchten, von den verschiedensten Objecten stammenden Schnittserien durchaus fehlten und nur in einigen wenigen Fällen wirklich angetroffen wurden. Da aber überhaupt Mitosen mit Sicherheit nachgewiesen werden können, darf kaum bezweifelt werden, dass die Vermehrung der Kerne durchweg nur auf dem Wege mitotischer Theilung stattfindet, zumal im Oesophagusepithel der Puppe, so lange das Wachsthum währt, stets karyokinetische Figuren in meist recht beträchtlicher Anzahl angetroffen werden. Gegen eine alle oder die Mehrzahl der Kerne ergreifende gleichzeitige Theilung sprechen meine Befunde entschieden, denn wo Theilungsfiguren sich nachweisen liessen, waren auch stets alle Phasen der Theilung häufig auf ein und demselben Schnitt nachzuweisen, was bei gleichzeitiger Theilung der Mehrzahl der Kerne in diesem Grade nicht der Fall sein könnte. Vor dem Eintritt in die Puppenperiode war bei meinem Larvenmaterial die Anzahl der Theilungsfiguren immer comparativ gering.

Die zur Theilung sich anschickenden Kerne treten aus dem epithelialen Verband, d. h. aus der Reihe der übrigen Kerne heraus und wandern nahe an die innere Plasmagrenze. An keiner andern Stelle als hier in der einwärts von den ruhenden Kernen befindlichen Plasmalage habe ich jemals mitotische Theilungsfiguren gefunden.

Ich kann mir die häufige Abwesenheit aller Theilungsstadien im Oesophagus der Larve nicht anders erklären, als dass die Theilungsvorgänge auf eine bestimmte Zeit beschränkt sind und in periodischem Wechsel mit Ruhepausen möglicher Weise nur bei Nacht erfolgen, ein Verhalten, das namentlich bei Pflanzen mehrfach beobachtet worden ist. Daraus würde dann folgen, dass Mitosen nur an solchen Objecten gefunden werden konnten, welche früh am Morgen oder Nachts getödtet wurden, während sie allen am Tage conservirten fehlen mussten.

Die höchste Zahl der auf einem Querschnitt von 10 μ Dicke gesehenen Kerntheilungsstadien belief sich auf 26. Diese im Hinblick auf den grossen Kernreichthum des Epithels (Fig. 19, 20) geringe Anzahl der Theilungsfiguren steht ganz im Einklang mit dem langsamen und auf schätzungsweise mindestens 10 Tage [1]) sich ver-

1) Das Alter der Larven, welche das Wasser verlassen haben, um sich zur Verpuppung einzugraben, lässt sich nur sehr ungenau angeben. Häufig verlassen solche Larven ihre Erdhöhle wieder, um noch Tage

theilenden Wachsthum des Epithels nach den drei Dimensionen des Raums.

Der Theilungsvorgang ist typisch und spielt sich in folgender Weise ab: Einzelne Kerne rücken aus der Reihe der übrigen centripetal gegen die innere Begrenzung des Darms vor und wölben diese nicht selten etwas gegen das Lumen hin vor. Diese Auswanderung der Kerne vor der Theilung dürfte aus dem Spannungszustand des wachsenden Epithels erklärt werden können, welcher eine Theilung innerhalb der Kernlage unmöglich macht. Während der Theilung stellt sich dann in der Regel der Kern so ein, dass die Spindel parallel zur innern Epithelgrenze zu liegen kommt, so dass also die Theilungsebene auf dieser senkrecht steht, mithin die Theilhälften nach stattgehabter Trennung gleich ihre normale Lage haben und die Zellen ohne weitere Veränderung ihrer Lage ihre Stelle im Epithel einnehmen können. Die aus- und wieder zurückwandernden Kerne sind an der stärkern Färbbarkeit und veränderten Lagerung der Chromatinbrocken leicht zu erkennen.

Ich will hier noch erwähnen, dass ich ein allmähliches Vorwärtswandern der Kerntheilungen constatiren zu können glaube, derart, dass Karyokinesen zuerst am Imaginalring auftreten, dann hier fehlen und weiter oralwärts auf eine bestimmte Region beschränkt sind, der sie dann wieder fehlen, um noch weiter vorn aufzutreten u. s. f. Im vordersten Oesophagusabschnitt habe ich jedoch keine Kerntheilungen beobachtet, und das steht wohl damit in Zusammenhang, dass imaginale Epithelelemente bis dorthin nicht vorgedrungen sind. Da mir aber Kerntheilungsfiguren auf den meisten Stadien der Regeneration fehlten, kann ich für die Allgemeingültigkeit dieser Beobachtung nicht einstehen.

Während der Regeneration des Oesophagus lassen sich in seinem Epithel fast auf allen Stadien in Auflösung begriffene Kerne in nie erheblicher, meist sehr geringer Menge nachweisen. Ich halte die bekannten, stark färbbaren Tröpfchen für Producte seniler Degeneration eines Theils der larvalen Kerne, welche den Kampf ums Dasein mit den frischen und lebenskräftigen Imaginalzellen nicht erfolgreich durchführen können und unter den charakteristischen Erscheinungen der Chromatolyse sich auflösen, um von dem jungen Epithel resorbirt zu werden. Wir werden den senilen Verfall und die Resorption der degenerirten Reste im weitern Verlauf der Regeneration noch eine

lang umherzuwandern, und es ist nicht möglich, sicher zu bestimmen, zu welchem Zeitpunkt die Regeneration begonnen hat, daher auch nicht, wie lange Zeit sie in Anspruch nimmt.

ziemlich bedeutende Rolle spielen sehen, und ich will gleich hier darauf aufmerksam machen, dass sich das Auftreten seniler Kerne während der Regeneration zu Gunsten einer Auffassung verwerthen liesse, welche den imaginalen Oesophagus nur aus Descendenten der vom Imaginalring stammenden Zellen bestehen lässt. Man könnte annehmen — durch directe Beobachtung nachweisen lässt es sich bei *Cybister* nicht — dass alle larvalen Kerne nicht nach einer vorhergehenden Reductionsauffrischung zur Theilung schreiten oder doch lebensfrisch bleiben und im Verein mit den imaginalen Zellen das neue Oesophagusepithel darstellen, sondern dass sie zwar zunächst sich noch erhalten und den Concurrenzkampf mit den Imaginalzellen aufnehmen, in welchem sie dann später erst erliegen und nach und nach degeneriren und resorbirt werden. Einwenden liesse sich dagegen, dass im vordersten Oesophagusabschnitt, welcher die geringste Veränderung während der Metamorphose erfährt, thatsächlich eine weitere, wenn auch comparativ geringe Vermehrung der larvalen Kerne auf karyokinetischem Wege stattfindet, dass also die larvalen Epithelkerne und ihre Descendenten thatsächlich in den Imaginaloesophagus übergehen und nicht nach seniler Degeneration, welcher in diesem Abschnitt nachweislich nur wenige Kerne anheimfallen, durch imaginale Zellen ersetzt werden. Entweder betrifft also die senile Degeneration im Kropf, Kaumagen und Oesophagusstiel, in letzterm, welcher ausschliesslich vom Imaginalring abstammt, ganz sicher, auch Descendenten der Imaginalzellenkerne, oder der vordere Oesophagusabschnitt nimmt eine Sonderstellung ein, indem er allein sich bei der Imago aus larvalen Elementen aufbaut.

2. Tag der Puppenperiode.

Am 2. Tag der Puppenperiode finde ich das Aussehen des Oesophagus nicht erheblich verändert, doch tritt mit der ersten Anlage des Kropfes eine Gliederung des Oesophagus in diejenigen Abschnitte auf, welche wir bei der Imago finden, bei der Larve jedoch noch vermissten.

Der Oesophagusstiel zeigt 4 tiefe Längsfalten, welche nach vorn in dem sich allmählich erweiternden und später den Kaumagen liefernden Theil dem Querschnitt die Gestalt des eisernen Kreuzes verleihen, wie wir sie schon bei der 24 Stunden alten Puppe kennen gelernt haben. Während auch jetzt noch, wie seit dem Abrücken des Imaginalrings von der Mitteldarmgrenze, an dem stielartig verengten Ende des Oesophagus, durch welches der Kaumagen mit dem Mitteldarm verbunden ist, keine Kerntheilungsfiguren und nur ein sehr ge-

ringes Wachsthum zu bemerken sind, ist die Vermehrung der Kerne in der ganzen Anlage des Kaumagens ausserordentlich lebhaft. Ich zählte an verschiedenen Querschnitten bis je 40 und mehr Kerntheilungsfiguren, welche auch hier stets innerhalb der innersten Plasmaschicht einwärts von den ruhenden Kernen angetroffen werden. Weniger zahlreich sind die Kerntheilungsfiguren in dem oralwärts auf die Anlage des Kaumagens folgenden Abschnitt, der Anlage des imaginalen Kropfes, und nur ganz vereinzelt trifft man sie in dem oralen Ende des Oesophagus. Jedenfalls ist es sicher, dass karyokinetische Vermehrung der Kerne auch in der Partie stattfindet, bis zu welcher ein Vordringen imaginaler Zellen nicht beobachtet wurde, so dass also den Zellen, welche während der letzten Larvenperiode als Epithel differenzirt waren, die Theilungsfähigkeit nicht abgesprochen werden kann, die freilich erst in Erscheinung tritt, nachdem die Zellen eine Reduction erfahren haben, d. h. zu einem Zustand der Indifferenz zurückgekehrt sind.

In der Kropfpartie zeigt sich gegen früher ein geringer Unterschied, durch welchen die Entwicklung bereits angedeutet wird, welche dieser Abschnitt von jetzt an erfährt. Die 3—5 stärkern Längsfalten, welche bei der 24 Stunden alten Puppe auftraten, sind hier vollständig verstrichen und haben einer grössern Anzahl kleiner, in das erst wenig erweiterte Lumen einspringender Fältchen Platz gemacht. Bei dem Zurückweichen der grössern Falten hat sich deren innerste resistentere Grenzschicht, welche eine genetische Vorstufe des Chitins sein mag, von dem Epithel abgehoben und lässt noch die ursprüngliche Faltenbildung in ihrer Form erkennen. Ich bemerke hier gleich, dass im ganzen Oesophagus während des Wachsthums seiner Wände und der damit verbundenen Lumenerweiterung von Zeit zu Zeit diese innere Grenzschicht abgeworfen wird und gleichzeitig mit ihr Zerfallproducte des in lebhafter Thätigkeit befindlichen Epithels ins Innere des Oesophagus gelangen und sein Lumen häufig ganz ausfüllen.

Die gegen früher in grösserer Anzahl auftretenden karyokinetischen Figuren und die dicht gedrängten Kerne verrathen ein stärkeres Wachsthum dieses Abschnitts, aus welchem der weite imaginale Kropf hervorgeht. Das Epithel, dessen Zellen durch scharfe Grenzen geschieden sind, ist nur mässig hoch.

Die Anzahl der senilen Kerne, welche meistens in der äussersten Plasmaschicht, selten zwischen den ruhenden Kernen und nie in der Zone der proliferirenden Kerne angetroffen werden, hat sich in be-

merkenswerther Weise gesteigert, wenn sie auch im Ganzen noch relativ gering ist.

3. Tag der Puppenperiode.

Am 3. Tag[1]) der Puppenperiode sehen wir die Entwicklung des Oesophagus bis zu einem gewissen Abschluss gelangt. Es tritt eine kurze Ruhepause auf, welche als solche durch einen Stillstand des Wachsthums und vollständiges Fehlen karyokinetischer Figuren sich zu erkennen giebt. Da dieser Ruhezustand mit der Vollendung des Puppenepithels im Mitteldarm zusammenfällt, findet die Auffassung eine Stütze, dass der Darm der Puppe zunächst als ein dieser eigenthümliches Organ gebildet wird, um erst später sich in den definitiven Imaginaldarm umzubilden. Dazu kommt noch, dass dieser Puppenoesophagus, welcher, wie das Puppenepithel des Mitteldarms, functionslos bleibt, ganz charakteristische Merkmale erkennen lässt, durch welche er sich sowohl von dem gleichen Abschnitt der Larve als auch der Imago unterscheidet.

In dem engen Oesophagusstiel, welcher die Verbindung mit dem Mitteldarm herstellt, sehen wir das Bild noch am wenigsten auffallend gegen früher verändert. Eine chitinöse Intima fehlt noch vollständig und wird durch ein zartes, resistenteres inneres Häutchen vertreten. Die Zellen des Epithels haben sich stärker in die Länge gestreckt und zeigen eine regelmässige Anordnung. Ihre rundlichen bis kurz elliptischen Kerne sind nahe an die innerste Grenze gerückt, während sie früher fast den ganzen Raum bis zur Basalmembran einnahmen, und verrathen durch ihre regelmässige Lagerung den Eintritt eines Ruhestadiums. An ihrem Inhalt ist das scharfe Hervortreten der Paranucleinpartikelchen bemerkenswerth. Die Kerne nehmen mehr Säurefuchsin auf als das Zellplasma.

Das Querschnittsbild der Anlage des Kaumagens hat sich in seiner Form (Fig. 21) nicht verändert, aber das Epithel zeigt eine sehr auffallende Beschaffenheit. Die zahlreichen Kerne sind besonders an den innern Falten möglichst an die innerste Grenze gerückt und entfernen sich von dieser nur, soweit sie des Raummangels wegen einander ausweichen müssen. Die Zellgrenzen treten bald mehr, bald weniger

1) Ich lege der Beschreibung, soweit es sich durchführen lässt, dieselben Stadien zu Grunde wie bei dem Mitteldarm und Enddarm. Die Altersangabe ist so zu verstehen, dass alle Darmtheile z. B. der 3 Tage alten Puppe auch von demselben Object stammen; denn nur so ist es möglich zu erkennen, auf welcher Entwicklungsstufe die einzelnen Darmabschnitte zu gleichen Zeitpunkten stehen.

scharf hervor, die einzelnen Zellen sind stark gestreckt. Ihre innere Wand springt als ein mehr oder weniger spitzer, kurzer Fortsatz in das Darmlumen vor, namentlich an den äussern Falten und an Theilen der Seitenwände der innern Falten, so dass hier die Innenwand eine rauhe Beschaffenheit annimmt. Nur die innere Wand der innern Falten bleibt fast glatt, und hier tritt auch eine Differenzirung der innern Grenzschicht nicht in Erscheinung, welche bei den übrigen Partien durch eine starke Affinität zu Säurefuchsin zum Ausdruck kommt. Es ist zu beachten, dass an den Stellen, welche hier eine rauhe vicariirende Intima besitzen, in dem imaginalen Kaumagen der später näher beschriebene Borstenbesatz auftritt. Wie schon erwähnt, ruht die Kernvermehrung vollständig auch in diesem Abschnitt, der während der Metamorphose das stärkste Wachsthum zeigt. Die Kerne lassen Nuclein und Paranuclein sehr deutlich erkennen und haben überall da, wo das innere Grenzhäutchen mit seiner rauhen Innenfläche entwickelt ist, ein sehr merkwürdiges Aussehen. An ihrem innern, d. h. der Darmaxe zugekehrten, häufig spitz zulaufenden Ende befindet sich nämlich ein dieses Ende vollständig ausfüllendes Chromatinklümpchen, welches sich optisch etwas anders verhält als das dem übrigen Kern eigene Chromatin und von Säurefuchsin stark gefärbt wird. Diese Beschaffenheit der Kerne ist es in erster Linie, welche dem Epithel auf diesem Stadium (Fig. 21) ein charakteristisches Gepräge verleiht.

In dem Kropfabschnitt, dessen Lumen durch das secundäre Verstreichen der kleinen Längsfalten an Weite etwas gewonnen hat, tritt das Charakteristische der Kernbeschaffenheit und das für die Anlage des Kaumagens beschriebene Verhalten der innern Epithelgrenze noch deutlicher hervor und lässt sich für den ganzen oralen Abschnitt des Oesophagus nachweisen (Fig. 22). Bemerkt sei übrigens, dass wie im Bereich der Anlage des Kaumagens auch besonders am vordern Ende des Oesophagus, wo dessen Querschnitt im Allgemeinen die Form des Larvensaugapparats erkennen lässt, eine grössere Anzahl der Kerne das Chromatinkäppchen nicht besitzt und dann ein ähnliches Aussehen hat wie die Kerne im Oesophagusstiel, ohne jedoch die gleiche Affinität zu Säurefuchsin zu besitzen.

Ich will hier, um mich nicht wiederholen zu müssen, den Vergleich zwischen dem Larvenoesophagus und dem gleichen Darmabschnitt bei der Puppe nicht im Einzelnen durchführen; nur auf die Hauptunterschiede möchte ich kurz hinweisen. Von einem Kauapparat kann bei dem Puppendarm nicht die Rede sein. Der Saug- und Zer-

kleinerungsapparat der Larve, welcher im vordern Oesophagusabschnitt lag, kann bei der Puppe höchstens noch als Schlingorgan angesprochen werden, weil ihm die gezähnelte Intima fehlt und auch die Form des Querschnitts und somit sein ganzer Bau ein anderer und zur Zerkleinerung der Nahrung ungeeigneter geworden ist. Der Kauapparat, welcher hier erst in seiner Anlage vorhanden ist, hat sich im Gegensatz zu der Larve von der vordern Grenze des Imaginalrings aus, also am Ende des Vorderdarms entwickelt, ist demnach eine Neubildung, welche nicht auf den Larvenkauapparat zurückgeführt werden kann und genetisch wie topographisch und morphologisch mit jenem nichts zu thun hat. Man könnte unter Supposition einer phylogenetischen Vorstufe annehmen, die Puppe lebe frei und sei wenigstens zeitweise zur Nahrungsaufnahme befähigt. Unter dieser Voraussetzung könnte der Kauapparat jetzt schon eine andere Gestalt haben, welche ihn zur Function befähigte. Die differenzirte innere Plasmagrenze brauchte sich nur in Chitin umzuwandeln, um unter Mitwirkung der äusserst kräftigen, inzwischen neu gebildeten Musculatur die aufgenommene Nahrung wirksam zu bearbeiten. Da aber während der Puppenperiode keine Nahrungsaufnahme stattfindet, würde diese Chitinisirung secundär unterblieben sein, und man könnte verstehen, weshalb zur Zeit der vollen Entwicklung des Puppenepithels im Mitteldarm die innere Auskleidung des Oesophagus eine so merkwürdige Gestalt annimmt.

Da wir später den Kauapparat an bestimmten Stellen mit langen Borsten besetzt und die Innenwand des übrigen imaginalen Oesophagus zum grossen Theil von einer faltenreichen Chitinintima (Fig. 36 *ali*) gebildet sehen, können wir die Bildung des Puppenoesophagus als eine Vorstufe des imaginalen ansehen, bei welcher jedoch die Chitinisirung der plasmatisch vorgebildeten Innenwand unterbleibt. Diese wird vielmehr zunächst wieder rückgebildet, und es beginnt nun ein neues, sehr lebhaftes Wachsthum, welches die Vollendung des imaginalen Oesophagus zum Endziel hat. Diese definitive Entwicklung des Puppenoesophagus zu dem der Imago wird uns im Folgenden zu beschäftigen haben. Ich beginne mit der Darstellung der Entwicklung des Kauapparats und des Oesophagusstiels.

Die definitive Entwicklung des Kauapparats und des Oesophagusstiels.

Am 4. Tag der Puppenperiode treten da, wo der Oesophagusstiel unter Erweiterung seines Lumens in den Kaumagen sich allmählich fortsetzt, nur ganz vereinzelte Kerntheilungsfiguren und

zwar auf die vordere Grenze beschränkt auf. Die ziemlich zahlreichen Kerne des Epithels sind rund bis elliptisch und nie stark in die Länge gestreckt. Nuclein und Paranuclein sind gleichmässig vertheilt in dem nur schwach gefärbten (Säurefuchsin) achromatischen Kerninhalt. Im Allgemeinen verrathen die Kerne die Tendenz, von der innern Zellenwand abzurücken und sich auf die Basalmembran zurück zu ziehen. Sie liegen daher stark gehäuft, lassen aber an ihrem gegenseitigen Ausweichen ihre epitheliale Anordnung erkennen. Die Zellgrenzen sind meist deutlich, die innern Zellwände bilden eine provisorische Intima, wie wir sie in allen Theilen des Oesophagus während der Entwicklungsvorgänge wiederfinden. Der Endabschnitt des Oesophagusstiels, welcher in den Mitteldarm eingestülpt ist, zeigt ein wohl entwickeltes Epithel mit einreihig angeordneten Kernen, weniger stark gestreckten cylindrischen Zellen und deutlichen Zellgrenzen. Wesentliche Veränderungen hat er nicht erlitten.

Im Kaumagen sehen wir überall die rauhe Intima (Fig. 21) verschwunden, und nirgends mehr besitzt ein Kern das Chromatinkäppchen, welches wir im Puppenoesophagus kennen gelernt haben. Die Kerne sind im Bereich der innern Falten (Hauptleisten) im Allgemeinen stärker gestreckt und reicher an Chromatin als in den äussern Falten. Die achromatische Substanz ist schwach (innere Falten) oder gar nicht (äussere Falten) gefärbt. Im vordern Abschnitt verschwindet dieser Unterschied jedoch vollkommen. Die Zellgrenzen sind meist deutlich, besonders an den innern Falten. Karyokinetische Figuren in allen Stadien sind überall sehr reichlich nachzuweisen. Ihre Anzahl nimmt von vorn nach hinten ab. Sie treten in typischer Form immer ausschliesslich an der Innenwand des Epithels auf.

Bei einer 6 Tage alten Puppe sehen wir in einer Serie von Querschnitten, deren Umrisse ich in Fig. 23a—i dargestellt habe, den ersten Fortschritt in der Ausbildung des Kaumagens von der Entwicklungsstufe aus, auf welcher wir ihn vorfanden zur Zeit der Vollendung des Puppenepithels im Mitteldarm. Die auf diesem Stadium noch comparativ einfachen Formen sehen wir durch die verschiedene Entwicklung der innern (*if*) und äussern (*af*) Falten aus dem vierlappigen Querschnittsbild des Oesophagusstiels (Fig. 23i—g) hervorgehen. Zunächst sind es die innern Falten (*if*), welche sich oralwärts vertiefen, d. h. weiter in das Lumen hineinhängen, während die äussern (*f*, *af*) noch einfach bleiben und nur durch eine seichte Einbiegung die spätere Bildung einer Secundärfalte einleiten. Während die Innenfalten zunächst nur unter geringer Aenderung ihrer Form an

Grösse oralwärts etwas zunehmen, sehen wir die Aussenfalten sich stark verdicken und die Anlage der ersten Secundärfalte in Gestalt eines medianen, der Darmaxe zustrebenden Zipfels entwickeln, der sich dann allmählich wieder abflacht und an der oralen Grenze des Kaumagens ganz verstreicht. Die innern Falten nähern sich mit ihren innern Rändern mehr und mehr der Darmaxe, bis sie einander fast berühren, und ziehen sich dann wieder nach der Peripherie zurück. Nur im Bereich der stärksten Ausdehnung des Lumens des Kaumagens, d. h. an seinem oralen Ende kurz vor seinem Uebergang in die Kropfanlage, sehen wir die erste Andeutung einer secundären Faltenbildung. Reconstruiren wir uns aus der Querschnittserie den Bau des Kaumagens auf diesem Stadium, so erkennen wir in ihm einen nahezu kugelförmig begrenzten, von einem starken Muskelmantel umschlossenen, etwas in die Länge gestreckten, oralwärts sich erweiternden Sack, an dessen innerer Wand ein System von Leisten verläuft. In der analen Hälfte springen 4 kräftige, an der Basis verschmälerte Längsleisten in das Lumen ein und berühren einander fast in der Axe mit ihren Anfangs stumpfen (*f*), später scharfen (*c*, *d*) innern Kanten. In der oralen Hälfte werden die innern Leistenränder wieder stumpf und entfernen sich mehr und mehr von der Darmaxe. Am oralen Ende tritt schliesslich auf ihrer breiten Innenfläche eine seichte Längsfurche auf. Zwischen diesen Hauptleisten, welche im Querschnitt als die 4 innern Falten (*if*) erscheinen, treten ebenso viele schwache Leisten zweiter Ordnung auf (Anlage der Secundärfalten an den Aussenfalten), welche, im analen Drittel (*e*) am stärksten entwickelt, nach vorn und hinten niedriger werden und verschwinden.

In dem Oesophagusstiel treten jetzt in seiner ganzen Ausdehnung vereinzelte Karyokinesen auf. Nach vorn flachen sich die 4 innern Falten allmählich ab, um dann, in den Kaumagen übergehend, die schon beschriebene Gestalt anzunehmen.

Im Kaumagen hat die Anzahl der Kerne sich erheblich gesteigert, und die Vermehrung dauert in noch erhöhtem Maasse fort. In der Partie, in welcher die Hauptleisten in der Mitte einander fast berühren (Fig. 23 *c*, *d*), zählte ich auf einem Querschnitt 55 in Theilung begriffene Kerne. Während das Epithel sonst an den innern und äussern Falten gleichmässig entwickelt ist und sich gegen früher nicht verändert hat, finde ich bei der 6 Tage alten Puppe von der Stelle an, wo sich die Innenkante der Hauptleisten abflacht und schliesslich eine seichte Rinne erhält, einen Unterschied in dem Aussehen der Kerne. An den Innenwänden der Hauptleisten sind die Kerne be-

Fig. 23a—i.

Fig. 24a—g.

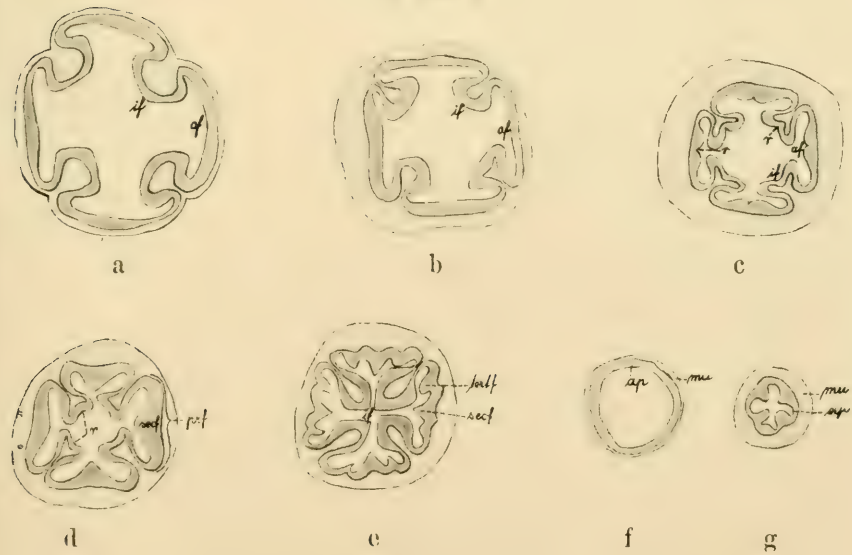


Fig. 23a—i (a in allen Figuren orales Ende). Puppe am 6. Tag. $19^1/_2 : 1$.
Fig. 24a—g. Puppe am 8. Tag. $19^1/_2 : 1$.

deutend blasser als an den Seitenwänden und im Bereich der Aussenfalten. Sie sind ärmer an Chromatin, und die achromatische Substanz nimmt kaum Farbstoff auf. Auffallend ist das Auftreten einer grössern Anzahl seniler Kerne an diesen Innenwänden. Kerntheilungsfiguren finden sich hier ebenso wie in allen andern Theilen des Kaumagens.

Bei einer etwas ältern Puppe (am 8. Tage nach der Verwandlung) spricht sich der Fortschritt der Entwicklung vorwiegend in der Ausbildung von Secundär- und Tertiärfalten (im Querschnitt) oder Leisten dritter Ordnung aus, während nur ein geringes Wachsthum zu bemerken ist. Der Oesophagusstiel (Fig. 24g, f), welcher im Querschnitt an seinem vordern Ende einfach ringförmig erscheint, geht durch ähnliche Formen wie die Figg. 23f und g in den Kaumagen über, dessen hinteres Ende noch denselben Querschnitt zeigt wie Fig. 23c. Oralwärts von dieser Partie sehen wir die Wand des Kaumagens für dieses Stadium die complicirteste Gestalt annehmen (Fig. 24e). Die Innenfalten haben ihre frühere Form noch beibehalten, aber im Bereich der Aussenfalten ist es zur Entwicklung zweier tertiärer Falten (*tertf*) gekommen, welche jederseits der secundären und zwischen dieser und der Innenfalte liegen und sich schräg gegen die secundäre Aussenfalte (*secf*) neigen. Oralwärts verschwinden dann zunächst wieder die tertiären Falten, und während die secundären Aussenfalten noch fortbestehen, kommt es im Bereich der Innenfalten zu einer secundären Faltenbildung, so dass also hier (Fig. 24d) secundäre Falten gleichzeitig an den Aussen- und Innenfalten bestehen, ein Verhalten, welches wir bei der 6 Tage alten Puppe nur erst angedeutet fanden (Fig. 23a), und zwar am oralen Ende des Kaumagens. Während sich nun weiter oralwärts die secundäre Aussenfalte mehr und mehr abflacht und schliesslich auf der Mitte ihrer Wölbung ein schwacher Kerb auftritt (Fig. 24c *r*), vertiefen sich die secundären Innenfalten. Weiter vorn vereinfacht sich das Querschnittsbild wieder durch das Verstreichen aller Secundärfalten und zeigt am oralen Ende, abweichend von dem frühern Verhalten, nur noch primäre Falten.

Auch auf diesem Stadium macht die Reconstruction der Anlage des Kaumagens aus der Schnittserie noch keine Schwierigkeiten. Am analen Ende ist keine Aenderung im Bau der innern Wand eingetreten. Weiter vorn schieben sich zwischen jede der 4 starken Hauptleisten, welche hier ebenfalls noch unverändert sind, 3 niedrigere Leisten ein, die mittelste mit scharfer Kante und als Leiste zweiter Ordnung etwas höher als die zu ihren Seiten liegenden Leisten dritter Ordnung, welche sich gegen einander und gegen die Leiste zweiter Ordnung

neigen. Nach vorn und hinten werden die Leisten dritter Ordnung allmählich niedriger und verschwinden, so dass sie im Ganzen die Gestalt eines breiten, dreieckigen Zahns gewinnen, der, schwach gebogen, in das Lumen vorspringt und dessen convexe Fläche jedes Mal nach der benachbarten Hauptleiste zu gelegen ist in dem Raum, welchen deren seitliche Wände durch die Verschmälerung der Leistenbasis frei lassen. Die Leisten dritter Ordnung sind also von den Leisten erster Ordnung überlagert, während die Leisten zweiter Ordnung sich zwischen diese schieben. Weiter vorn sehen wir dann nach dem Verschwinden der Leisten dritter Ordnung an den von innen nach aussen zusammen gedrückten Leisten erster und zweiter Ordnung deren Seitenwände basalwärts convergiren, während die Innenwand zunächst nach dem Verschwinden der Mittelfurche flach, dann convex wird. Erwähnt sei noch, dass die im Querschnitt als Falten erscheinenden Längsleisten einen Hohlraum einschliessen, in welchen Muskeln eindringen, auf deren Anordnung und Wirkungsweise ich später zurückkommen werde.

Im Oesophagusstiel zeigt das Epithelplasma auf diesem Stadium eine stärkere Affinität zu Säurefuchsin als früher. Karyokinetische Figuren fand ich nicht und senile Kerne nur in geringer Anzahl. Der theilweise Schwund der Epithelfalten wurde schon erwähnt.

Im Kaumagen erscheint das gesammte Epithel gegen früher erheblich dunkler in Folge seiner gesteigerten Affinität zu Säurefuchsin und wegen des ausserordentlichen Kernreichthums. Die gestreckten chromatinreichen Kerne liegen dicht gehäuft; an der Innenwand der Hauptleisten sind sie nur noch wenig heller als die übrigen und liegen nicht so dicht gedrängt wie in den Seitenwänden und in den Aussenfalten. Kerntheilungsfiguren sind nur ganz vereinzelt anzutreffen, dagegen hat sich die Anzahl der senilen Kerne in allen Theilen des Epithels bedeutend vermehrt (Fig. 28). Diese liegen, wie stets, entweder nahe der Basalmembran oder seltner zwischen den andern Kernen, nie aber an der Innenwand des Epithels. Bei der Betrachtung und dem Vergleich der Schnittbilder gewinnt man den Eindruck, als finde während der starken Vermehrung der Kerne ein erbitterter Kampf ums Dasein statt, welcher die Kerne schliesslich an der weitern Vermehrung hindert und dessen Opfer wir in den sich häufenden senilen Kernen wiederfinden. Man wird hierdurch an Pérez' (1903) Worte erinnert: „La métamorphose consiste en une superposition d'histolyse et d'histogénèse; ainsi envisagée, elle se présente comme un cas particulier de la lutte pour la vie entre les diverses cellules

de l'organisme à un moment où des conditions spéciales rompent la coordination qui résolvait en une harmonie l'antagonisme de leurs activités individuelles."

Der Beschreibung der weitern Entwicklung lege ich den Kaumagen einer 9 Tage alten Puppe zu Grunde. Am hintern Ende des Kauapparats sehen wir jetzt an den Innenfalten ebenfalls secundäre Falten entwickelt, während sie früher nur in der vordern Partie auftraten. Die Innenwand lässt also hier auf jeder der 4 Hauptleisten eine mittlere Furche erkennen. Die Leisten zweiter Ordnung (äussern Secundärfalten) sind wohl entwickelt (*secf*) und lassen neben sich schon die Anfänge der Leisten dritter Ordnung (äussere Tertiärfalten) erkennen (Fig. 25h), welche nach vorn mehr und mehr an Grösse zunehmen (Fig. 25g, f), während die Hauptleisten ihre mediane Rinne (innere Secundärfalten) bald verlieren, an Höhe gewinnen und ihre Innenkanten convex (Fig. 25g) und schliesslich, sobald sie einander in der Darmaxe berühren, scharf (Fig. 25f) werden. Hier haben auch die Leisten dritter Ordnung (Tertiärfalten) den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht, während die Leisten zweiter Ordnung (äussere Secundärfalten) in der Entwicklung zurückgehen und niedriger werden. Noch weiter nach vorn werden sie von den Leisten dritter Ordnung überdeckt, welche schliesslich mit den einander zugeneigten innern Rändern mit einander zur Bildung einer Leiste verwachsen, deren Hohlraum den vordersten niedrigen Ausläufer der Leiste zweiter Ordnung in sich aufnimmt. Vorn schliesst sich dieses Gewölbe, welches von den verwachsenen Leisten dritter Ordnung gebildet wird, während es hinten mit dem Darmlumen communicirt und an seiner Basis die auslaufende Leiste zweiter Ordnung beherbergt, welche durch die hintere schlitzartige Communicationsöffnung in das Gewölbe eintritt. In Folge des Verschwindens der Leiste zweiter Ordnung und des Zusammentretens je zweier Leisten dritter Ordnung zur Bildung einer secundären Leiste zweiter Ordnung hat sich der Bau weiter vorn wieder erheblich vereinfacht (Fig. 25e, d). Während zunächst (Fig. 25e) die Hauptleisten niedriger werden und ihre früher scharfe Innenkante verbreitern, laufen die secundären Leisten zweiter Ordnung nach innen in eine scharfe Kante aus, während ihre Seitenwände Fbogenförmig zur Basis der Leisten erster Ordnung ziehen, deren Seitenwände einwärts gebogen sind, d. h. basalwärts convergiren. Mit dem Verschluss des mit dem Darmlumen communicirenden Hohlraums der secundären Leisten zweiter Ordnung werden diese allmählich niedriger und ihre scharfen Kanten convex. Zugleich flachen sich die Innenkanten der

Hauptleisten (erster Ordnung) schnell ab und erhalten eine mediane, nach vorn sich vertiefende Rinne (Fig. 25d—a), deren Boden schliesslich bis zur Peripherie des Lumens sinkt, so dass 8 Leisten zweiter Ordnung (8 secundäre Innenfalten, Fig. 25a) schliesslich vorhanden sind. Sie flachen sich nach vorn zu ab und verschwinden im Kropf. Die secundären Leisten zweiter Ordnung verhalten sich im vordern Endabschnitt des Kaumagens ebenso wie auf dem frühern Stadium (Fig. 24) die primären Leisten zweiter Ordnung, nur läuft jetzt die mediane Rinne weiter nach vorn.

Im Epithel des hintern vierlappigen Abschnitts des Oesophagusstiels lassen sich jetzt ebenfalls Kerntheilungsfiguren nachweisen, während bis dahin in dieser Partie keine Proliferation der Kerne beobachtet wurde. In dem Abschnitt mit ringförmigem Querschnittsbild sind wenige Karyokinesen bei starker Häufung der Kerne zu constatiren. Die Affinität zu Säurefuchsin ist geringer geworden. In Folge der Ausdehnung des Stiels ist an seinem erweiterten Ende die Wand des Muskelschlauchs erheblich schwächer geworden.

Im Kaumagen fand ich nur ganz vereinzelte Karyokinesen. Die senilen Kerne sind grössten Theils resorbirt. Eine glatte, ziemlich kräftige Intima macht sich durch ihre gelbe Färbung (Pikrinsäure) bemerkbar. An den Kernen sind zwei Arten deutlich zu unterscheiden: die einen erscheinen länger gestreckt und in Folge der comparativen Armuth an Chromatinkörnchen und deren geringer Grösse heller; die dunklern Kerne sind dagegen reicher an grössern Chromatinkörnchen und in der Regel kleiner und rundlicher als die hellen Kerne. Sie vertheilen sich folgendermaassen auf die Faltenwände: dunkle Kerne finden sich an der Basis der Seitenwände der Hauptleisten in ihrem hintern Abschnitt und weiter vorn im ganzen Bereich der Seitenwände; ferner an den Leisten dritter Ordnung in ihren hintern Ausläufern; an den vordern Ausläufern der Leisten zweiter Ordnung und an den vordern Ausläufern der secundären Leisten zweiter Ordnung.

Vergleichen wir den Kaumagen in seiner soeben beschriebenen Gestalt mit dem einer 5 Tage ältern Puppe, so finden wir im Wesentlichen dieselbe Gestalt wieder, nur sind die Leisten mit dem auf den ganzen Kaumagen sich erstreckenden Wachsthum höher, ihre Wände schwächer und damit das ganze Querschnittsbild feiner und zierlicher geworden. Zur Verdeutlichung des Baues im Einzelnen kann ich auf die Figg. 26a—k verweisen; eine detaillirte Beschreibung erscheint nach dem bisher Mitgetheilten entbehrlich. Nur auf einige Punkte,

welche schwerer verständlich sind oder leicht übersehen werden, will ich noch kurz hinweisen.

In Fig. 26g sehen wir die Leisten dritter Ordnung (*tertf*) stark entwickelt und mit einem weiten Hohlraum zur Aufnahme der Musculatur ausgetattet. Zugleich erscheinen die seitlichen Wände schwächer als die stark verdickte Innenwand. Diese erhält später eine kräftige Borstenbekleidung, auf welche ich noch zurückkommen werde, und bietet einem von aussen an sie herantretenden Muskelbündel eine breite Insertionsfläche. Dieser Bestimmung gemäss sehen wir sie schon jetzt modificirt. An der Stelle, wo die primären Leisten zweiter Ordnung niedriger werden, um bald in den Hohlraum der secundären Leisten zweiter Ordnung einzutreten, sehen wir von vorn her eine Kerbe in die primäre Leiste zweiter Ordnung eindringen. Peripheriewärts von dieser Kerbe setzt sich die Leiste in den Hohlraum der secundären Leiste zweiter Ordnung fort, während die distale, durch die Kerbe von der basalen abgetrennte innere Partie sich in Gestalt eines nach vorn dünner werdenden Zipfels über die Spaltöffnung legt, durch welche das Darmlumen mit dem Hohlraum der secundären Leiste zweiter Ordnung communicirt (Fig. 26f), ohne diesen jedoch zu schliessen.

Im Oesophagusstiel finden wir auf diesem Stadium ein hohes, von lang gestreckten Cylinderzellen gebildetes Epithel. Die von der zarten Basalmembran zu der noch erhaltenen provisorischen Intima ziehenden Zellgrenzen heben sich deutlich von dem fast ungefärbten, nur am innersten Zellende etwas dichter erscheinenden und schwach roth (Säurefuchsin) gefärbtem Plasma ab. Die rundlichen oder wenig senkrecht zur Darmaxe gestreckten Kerne liegen in nahezu gleichem Abstand von der innern und äussern Epithelgrenze, sind weniger reich an Chromatin als während des Wachsthums, und ihr Achromatin bleibt ungefärbt. Kerntheilungsfiguren sind nirgends mehr anzutreffen, und auch Reste seniler Kerne fehlen fast vollständig.

Das Epithel des Kauapparats besteht aus hohen, namentlich in den Leisten zweiter Ordnung ausserordentlich lang gestreckten Cylinderzellen mit deutlichen Zellgrenzen. Das Zellplasma nimmt an seiner innern Grenze in höherm Grade Säurefuchsin auf als in der mittlern und äussern Partie des Zellenleibes; hier ist es thätig bei der Bildung der Intima, welche sich gegen früher verstärkt hat und eine auf bestimmte Regionen beschränkte Differenzirung erkennen lässt, welche darin besteht, dass sie in zahlreiche feine Borsten zerfällt, die einander deckend sich ihrer Matrixschicht eng auflegen und bei schwächern Vergrösserungen noch als einheitliches Häutchen erscheinen. Diese

ersten Anfänge der Borstenbildung finden sich auf diesem Stadium an den geschweiften Seitenwänden der secundären Leisten zweiter Ordnung und verlieren sich nach vorn zu mit deren Abflachung; ferner an den Seitenwänden der Leisten erster Ordnung, ebenfalls nach vorn zu verschwindend und überhaupt schwächer entwickelt als an den vorher genannten Stellen; schliesslich noch an den verdickten, den Leisten erster Ordnung zugekehrten, convex begrenzten Wänden der Leisten dritter Ordnung (Tertiärfalten).

Die Basalmembran ist wohl entwickelt, wird von Pikrinsäure gelb gefärbt und betheiligt sich an der Faltenbildung in der aus den Figg. 26a—k ersichtlichen Weise. Die Kerne erscheinen in etwas anderer Gestalt als früher. Sie sind durchweg rund oder schwach oval und kleiner als während der Wachsthumsperiode. Die Vermehrung hat allerdings auch jetzt noch nicht ganz aufgehört, und man findet, wenn auch gegen früher recht vereinzelte, Kerntheilungsfiguren im Epithel. Senile Kerne sind nur am vordern Ende nachweisbar. Die Kerne lassen auch jetzt noch, und zwar in noch ausgeprägterer Weise, zwei verschiedene Typen erkennen: dunkle Kerne, deren Achromatin stark von Säurefuchsin tingirt wird, und helle, deren Achromatin fast farblos erscheint. Der Chromatinreichthum ist gegen früher merklich zurückgegangen. Die dunklen Kerne liegen stets sehr viel dichter gehäuft als die hellen und finden sich hinten an der Basis der Seitenwände der Hauptleisten, nach vorn deren Wände in ihrer ganzen Ausdehnung erfüllend und von der Stelle an, von der ab die Innenkante sich abflacht, nach vorn wieder nur auf die Seitenwände beschränkt; an den hintern Ausläufern der Leisten dritter Ordnung und an den vordern Ausläufern der secundären Leisten zweiter Ordnung. Ich will gleich hier bemerken, dass diese Vertheilung der dunklen Kerne im Allgemeinen der Vertheilung des Borstenbesatzes an der Intima entspricht. Da sich an diesen Stellen die Zellen in anderer Weise differenziren während ihrer theilweise erfolgenden Umwandlung in Chitin als da, wo die Intima glatt bleibt, so kann man verstehen, warum die Kerne schon frühzeitig einen verschiedenen Charakter annehmen entsprechend der Divergenz ihrer Zellen in der weitern Entwicklung.

Am 16. Tage der Puppenperiode ist die an den Mitteldarm angrenzende und zum Theil in diesen eingestülpte Partie des Oesophagusstiels nicht mehr vierlappig, sondern die 4 tiefen Innenfalten haben sich in eine grössere Anzahl kleiner Fältchen aufgelöst. Das Lumen erscheint gegen früher erweitert, und das noch cylindrische regelmässige

Epithel ist niedriger geworden. Die provisorische Intima ist abgestossen und an ihre Stelle ein zartes, mit Pikrinsäure nicht färbbares Häutchen getreten. Die Kerne sind kleiner und weniger reich an Chromatin. Die faltenlose Basalmembran nimmt Pikrinsäure auf. Nach vorn wird sie mit der gegen früher recht beträchtlichen Erweiterung des Lumens gleich der Intima sehr zart und lässt sich schwer erkennen. Hier ist das Epithel jetzt vollständig faltenlos, und die Zellen werden vielfach so niedrig, dass sie cubische Gestalt annehmen. Ihre Grenzen sind deutlich, die Kerne verhältnissmässig klein und arm an chromatischer Substanz. Nach innen von den ungefähr in der Mitte zwischen Intima und Basalmembran gelegenen Kernen ist das Zellplasma stark tingirt (Säurefuchsin), nach aussen dagegen fast farblos. Die Wände des Muskelschlauchs erscheinen sehr verdünnt. Das vordere Ende verengt sich stark und besitzt ein hohes Cylinderepithel mit zahlreichen unregelmässig angeordneten Kernen, welche blass und lang gestreckt, aber reicher an Chromatin erscheinen als die des dahinter gelegenen Abschnitts. Die ursprüngliche Vierlappigkeit des Querschnitts ist hier noch erhalten und ebenso die provisorische gelbe (Pikrinsäure) Intima. Das vordere Ende stülpt sich in das anale Ende des Kaumagens ein, in dessen Endabschnitt es unter Zunahme der Lumenausdehnung und Vergrösserung seiner Falten übergeht. Im Kauapparat sind die Kerne klein und arm an Chromatin, doch im Besitz deutlicher Paranucleinklümpchen. Die Borstenbildung, insbesondere an den convexen Rändern der Leisten dritter Ordnung und der secundären Leisten zweiter Ordnung, ist weiter vorgeschritten. Die Vertheilung der dunklen und hellen Kerne ist noch dieselbe, wie wir sie früher kennen gelernt haben. Die peripherische Ausdehnung des Kaumagens hat zugenommen, sonst ist das Bild unverändert. Karyokinesen fehlen gleich den Resten seniler Kerndegeneration durchaus.

Bei einer 17 Tage alten Puppe finde ich im Wesentlichen dieselben Verhältnisse. Am 18. Tage beginnt eine starke Chitinisirung der innersten Plasmapartien zur Bildung der Intima.

Am Darm der 19 Tage alten Puppe finde ich folgende Verhältnisse, welche dem vollendeten Zustand schon in allen wesentlichen Stücken nahe kommen. An dem glattwandigen Theil des Oesophagusstiels treten jetzt starke, unregelmässige Falten auf. Die Basalmembran ist äusserst zart und wird nur durch die unverdickten Aussenwände der Epithelzellen repräsentirt. Eine kräftige, zahlreiche kleine Falten bildende Intima aus Chitin ist gebildet und lässt eine deutliche Schichtung von innen nach aussen erkennen. Die Kerne des Epithels

erscheinen dunkler, weil ihre achromatische Substanz Säurefuchsin aufnimmt. In der vordern Partie finde ich senile Kerne in grösserer Anzahl.

Die Form des Kauapparats, welcher jetzt schon seine definitive Grösse erreicht hat, ist nur wenig verändert. Die Umwandlungen beziehen sich hauptsächlich nur noch auf die histologische Differenzirung der den Kaumagen aufbauenden Gewebe. Die Chitinisirung der Innenwände des Epithels hat bereits eine bedeutende Ausdehnung angenommen. Hierdurch reduciren sich die lebenden Bestandtheile des Epithels immer mehr, d. h. die Zellen werden niedriger, ihre Kerne kleiner und degeneriren zum Theil. Da sich von hier aus ohne einen das Verständniss beeinträchtigenden Sprung der Bau des imaginalen Kaumagens leicht verstehen lässt, gehe ich gleich zu dessen Beschreibung über.

Der Oesophagusstiel hat sich bei dem soeben ausgeschlüpften Käfer nur noch in so fern verändert, als die Intima sich verstärkt hat. Das wohl entwickelte Epithel hat blasse Kerne, deren Achromatin nur wenig Säurefuchsin aufnimmt, während das Zellplasma von diesem ganz ungefärbt bleibt. Die Basalmembran ist zart, markirt sich aber deutlich als zusammenhängendes Häutchen. Die kräftige, quer gestreifte Musculatur dringt in die Falten ein. Der Oesophagusstiel, als ein gegen den Kaumagen und den weiten imaginalen Mitteldarm bedeutend verengter und mit starker Ringmusculatur ausgestatteter Abschnitt, hat die Bedeutung eines Pylorus, welcher die aufgenommene Nahrung nicht eher in den Magen übertreten lässt, als bis sie durch die Thätigkeit des Kauapparats genügend zerkleinert ist.

Das verjüngte vierlappige vordere Ende des Oesophagusstiels stülpt sich ein wenig in das hintere Ende des Kaumagens ein, doch nur so weit, dass dessen Zerkleinerungsvorrichtungen, welche hinten sehr einfach sind, ihn nicht mehr erfassen können. Wo im hintern Abschnitt die Leisten erster Ordnung wohl entwickelt sind und zwischen sie die hintern Ausläufer der Leisten zweiter Ordnung sich einschieben, besteht das Epithel nur noch aus cubischen oder ganz flach gedrückten Zellen, welche nur an den Seitenwänden der Hauptleisten etwas mehr gestreckt und cylindrisch sind, vielleicht in Folge der Zugwirkung der an sie sich ansetzenden Muskeln. Die Kerne sind klein, ihre Anzahl ist durch die vielfache senile Degeneration gegen früher sehr zurückgegangen. Sie sind arm an Chromatin, und ihr Chromatin nimmt etwas mehr Säurefuchsin auf als das Zellplasma, welches sehr blass erscheint. Die Basalmembran ist sehr zart, die Intima dagegen äusserst

kräftig entwickelt. Ihre resistentere, mit Pikrinsäure intensiv gelb färbbare innerste Lamelle ist glatt und nur auf der Mitte der Seitenwände an den Hauptleisten mit sehr schwachen filzartigen Härchen besetzt. An den Innenkanten der sich in der Darmaxe fast berührenden Hauptleisten bildet die Intima 3—4 stumpfe Falten. Eine senkrecht zur Oberfläche verlaufende Streifung dürfte den frühern Zellgrenzen entsprechen. Zu dieser Streifung senkrecht verlaufende Linien lassen die lamellöse Schichtung erkennen.

Die Anordnung der Musculatur gestaltet sich folgendermaassen: Um die ganze Peripherie herum spannt sich ein kräftiger, lückenlos schliessender Muskelmantel. Seine Contraction muss eine centripetale Bewegung aller Leisten zur Folge haben, welche, gegen einander wirkend, den Mageninhalt zerquetschen. In jeder der 4 Hauptleisten ziehen von Seitenwand zu Seitenwand, nur den Raum an der Innenkante frei lassend, starke Muskelfasern, welche sich an die hier in der Zugrichtung cylindrisch gestreckten Epithelzellen ansetzen. Diese Muskeln, welche zum System der Ringfasern gehören und als selbständig gewordene Theile des Muskelmantels anzusehen sind, bewirken eine Annäherung der Seitenwände derselben Leiste gegen einander (Fig. 29) und sind somit Dilatatoren des Darmlumens (*mdl*). Schliesslich setzen sich noch an die Aussenwand der Innenkante der Leisten erster Ordnung schwächere Fasern (*mrt*) an, durchsetzen den von den Dilatatoren (*mdl*) frei gelassenen Raum, ohne ihn ganz auszufüllen, und verlieren sich bald zwischen den Dilatatorenfasern. Sie ermöglichen noch eine Erweiterung des centralen Hohlraums, ohne dass die peripherischen Hohlräume gleichzeitig geöffnet sein müssen. Die Leisten zweiter Ordnung (Fig. 29 *secf*) bleiben auch da noch ohne eigene Musculatur, wo die Endausläufer der Leisten dritter Ordnung (Fig. 29 *tertf*) hinten beginnen und in ihrem Endabschnitt auch keine besondere Musculatur besitzen, sondern durch den äussern gemeinsamen Muskelschlauch in Verbindung mit ihrer eigenen Elasticität bewegt werden. Dagegen ist der Borstenbesatz an den Ausläufern (mit Ausnahme der äussersten Enden) auf ihrer convexen Seite schon vorhanden. Die langen Borsten wirken gegen den Borstenbesatz der concaven Basen der Leisten erster Ordnung. Diese haben weiter vorn an der Innenkante die Falten der Intima verloren und wirken nach Art stumpfer Messer gegen einander. Die Seitenflächen dieser Messer werden von einer weit stärker verdickten Intima gebildet, als wir sie an der borstigen Basis antreffen. Die Anordnung der Muskeln ist noch die gleiche wie weiter hinten. Nach vorn zu wird aber die Dilatatoren-

musculatur allmählich schwächer, und statt der Retractoren der Innenkanten (Fig. 29 *mrt*) treten Längsmuskelfasern auf. Der Innenraum der Leisten zweiter Ordnung ist mit Bindegewebe ausgefüllt. An den Ausläufern der Leisten dritter Ordnung treten die ersten Andeutungen einer eigenen Musculatur auf.

Gehen wir noch etwas weiter nach vorn, so finden wir die Hauptleisten im Querschnitt in der Form gegen einander gerichteter Pfeilspitzen (Fig. 30). Ihr Innenraum ist frei von Dilatatoren. Die Chitinbekleidung der Pfeilspitzen ist glatt und so hart, dass sie beim Mikrotomiren häufig splittert. Sie besitzt eine braune Eigenfarbe. Die Leisten zweiter Ordnung (Fig. 30 *secf*) greifen in die Lücken zwischen den Leisten erster Ordnung ein. An den concaven Stielwänden der Pfeilspitzen finden wir noch den Borstenbesatz, welcher gegen die convexen Borstenwände der Leisten dritter Ordnung (Fig. 30 *tertf*) wirkt, die von innen durch die Hauptleisten überdeckt werden und hier eine wohl entwickelte Eigenmusculatur besitzen (Fig. 30 *mrt*). Ein Muskelbündel setzt sich mit einer starken Sehne an die Aussenseite der Borstenwand an, und seine Fasern setzen sich in der Richtung nach der benachbarten Leiste zweiter Ordnung in die Ringfasern des äussern Muskelschlauchs fort. Dieser Muskel zieht die convexe Borstenwand, da die Sehne sich ungefähr an ihrer Mitte ansetzt, an ihrer basalen Hälfte von der Hauptleiste fort, wobei sich die distale Hälfte gegen die Borstenwand der Hauptleiste neigen muss. — Die Gestalt der Leisten zweiter Ordnung ist im Querschnitt etwas analwärts von Fig. 30 nahezu herzförmig. Ihre Chitinwände laufen nach innen zu sehr scharfen, hohl geschliffenen Messerschneiden aus. Wir haben also hier ein System von 4 gegen einander wirkenden Messern, zwischen denen, weiter nach aussen gerückt, wieder 4 sehr scharfe Messer folgen. Ferner finden wir in den äussern Pfeilspitzen (Fig. 30 *ac*) 8 Messer, deren Schneiden nach aussen gerichtet sind und in den Raum zwischen den Leisten zweiter und dritter Ordnung eingreifen. Wo der Mageninhalt der Wirkung dieser Messer entzogen ist, gelangt er zwischen die Borsten, welche möglicher Weise vorwiegend als Seiheapparat in Betracht kommen. Alles in Allem stellen diese Messer- und Borstensysteme einen Zerkleinerungsapparat von erstaunlicher Complication und bedeutender Leistungsfähigkeit dar, welche weiter vorn noch dadurch erhöht wird, dass die concaven Messerflächen der Leisten zweiter Ordnung kurze, kräftige, nach innen gerichtete Zähne erhalten. Die Eigenmusculatur der Leisten dritter Ordnung setzt sich weiter vorn nicht mit nur einer Sehne, sondern mehrköpfig an die

Aussenseite der Borstenwand an, welche sehr viel kräftiger wird und die Basis der Hauptleisten gleichsam einschnürt. Die Hauptleisten gewinnen auf ihrer höchsten Ausbildungsstufe an der Innenkante einen starken Besatz kräftiger brauner (Eigenfarbe) Borsten, welcher sich nach vorn wieder verliert. Die secundären Leisten zweiter Ordnung tragen, ihrer Entstehung aus den Leisten dritter Ordnung entsprechend, an der ganzen Innenseite einen dichten Borstenbesatz und besitzen die Eigenmusculatur ihrer Componenten an beiden Seiten (Fig. 31 $s/_2$); erst an den vordern Ausläufern verliert sie sich allmählich. Die Borstenbekleidung behalten die Leisten erster Ordnung und die secundären Leisten zweiter Ordnung bis zu ihren vordersten Ausläufern bei, welche an der Grenze zum Kropf in diesen eingestülpt sind.

Die definitive Entwicklung des vordersten Oesophagusabschnitts und des Kropfes.

Nachdem wir die Entwicklung des Oesophagusstiels und des Kaumagens, der Endabschnitte des Vorderdarms, welche wesentlich von den Zellen des Imaginalrings aufgebaut werden und eine Neuerwerbung der Imago gegenüber der Larve darstellen, bis zur Ausbildung ihrer imaginalen Form verfolgt haben, wende ich mich jetzt zur Beschreibung des vordern Abschnitts, welcher bei der Imago ebenfalls aus zwei differenten Theilen besteht, von denen der vordere die Function des Schlingens und die Ueberleitung der Nahrung in den sich anschliessenden erweiterten Kropfabschnitt übernimmt, während in dem Kropf die von den Mandibeln unvollkommen zerkleinerte Nahrung aufgespeichert wird, um nach und nach zur Zerlegung in kleinste Bestandtheile in den Kaumagen übergeführt zu werden. Wir hatten diese beiden Abschnitte zuletzt in einem Zustand kennen gelernt, der für die ersten Tage der Puppenperiode charakteristisch ist und mit der Vollendung des Puppenepithels im Mitteldarm der Zeit nach zusammenfällt.

Am 6. Tage der Puppenperiode finden wir das hintere Ende der Anlage des Kropfes von gleich starkem Kaliber wie das vordere Ende des Kaumagens, in welches er allmählich unter Ausbildung der für diesen charakteristischen Falten übergeht. Doch nimmt seine peripherische Ausdehnung und die Weite seines Lumens nach vorn continuirlich ab, und während das Epithel in dem hintern Abschnitt (Fig. 32 *ep*) zahlreiche kleine Längsfalten bildet, werden diese nach vorn schnell seltener und niedriger, um bald ganz zu verschwinden, so dass wir einen einfachen ringförmigen Querschnitt erhalten. Basal-

membran und Intima fehlen im hintern Kropfabschnitt durchaus, im vordern ist die Intima durch eine resistentere Differenzirung der innersten Plasmaschicht vertreten. Die larvale Basalmembran ist schon bald nach dem Beginn des in radialer Richtung erfolgenden Wachsthums resorbirt worden; fortbestehen kann sie während des Wachsthums, welches sie hindern und über eine gewisse sehr bald erreichte Grenze hinaus unmöglich machen würde, in ihrer ursprünglichen Ausdehnung natürlich nicht. Das Epithel ist mässig hoch und besteht aus dicht gedrängten cylindrischen Zellen, deren Grenzen nicht scharf hervortreten und deren Plasma stark von Säurefuchsin tingirt wird. Die zahlreichen mehrreihig angeordneten Kerne sind senkrecht zur Längsaxe des Darms gestreckt, chromatinreich; ihre achromatische Substanz nimmt Säurefuchsin auf, so dass die Kerne im Ganzen ziemlich dunkel erscheinen. In der Partie mit ringförmigem Querschnitt erscheinen die Kerne und das Zellplasma heller, erstere sind weniger zahlreich und mehr rundlich; doch sehe ich hierin keine specifische Verschiedenheit, sondern bin der Ansicht, dass der Unterschied allein dadurch bedingt wird, dass in Folge der stärkern Proliferation der Kerne die Elemente des Epithels in der faltigen Partie enger zusammengedrängt werden als weiter vorn; karyokinetische Figuren finden sich in dem hintern Abschnitt in bedeutend grösserer Anzahl. Ueberall liegen sie zwischen der Kernschicht und der innern Plasmagrenze, verhalten sich auch sonst genau ebenso, wie es für den Kaumagen beschrieben worden ist. Senile Kerne fehlen im ganzen Bereich der Kropfanlage, treten aber, wenn auch nicht sehr reichlich, im vordern Oesophagusabschnitt auf, in welchem keine Kernvermehrung beobachtet wird. — Der vorderste Abschnitt ist dadurch charakterisirt, dass neben einer unregelmässigen Längsfaltenbildung eine tiefere Falte auftritt, in welcher Längsmuskelfasern in beträchtlicher Anzahl entlang laufen. Ihr gegenüber liegt eine ähnliche, aber seichtere Falte, deren Aussenwände ebenfalls eine Längsfurche umschliessen, welche Längsfasern in sich fasst. Im Lumen liegen neben der abgestossenen, früher erwähnten Chitinintima vereinzelte Kerne, welche sich vom Epithel losgelöst haben. Eine Basalmembran ist überall deutlich nachweisbar, eine Intima fehlt noch. Das Epithel besteht aus cylindrischen, durch deutliche Grenzen geschiedenen Zellen, deren Plasma mehr Affinität zu Pikrinsäure als zu Säurefuchsin besitzt. Die runden oder wenig gestreckten Kerne lassen Paranuclein und Nuclein sehr deutlich erkennen, und ihre achromatische Substanz ist blass roth (Säurefuchsin) gefärbt.

Wir sehen also, dass in dem ganzen Vorderdarm die für das frühere Stadium charakteristischen Merkmale verschwunden sind und dass im Zusammenhang mit der Vermehrung der Kerne (mit Ausnahme des oralen Abschnitts) die definitive Entwicklung zum imaginalen Oesophagus begonnen hat. Erwähnt sei noch, dass die Form des larvalen Saug- und Kauapparats im vordern Abschnitt kaum noch nachgewiesen werden kann und nur die dorsoventrale Compression noch an frühere Formverhältnisse erinnert.

Bei einer 2 Tage ältern (8 Tage alten) Puppe hat der Kropfabschnitt (Fig. 33) an peripherischer Ausdehnung etwas gewonnen, und der faltige Theil ist länger geworden. Die stärkste Erweiterung des Lumens liegt nicht mehr an der hintern Grenze, sondern hat sich mehr nach vorn verschoben. An der Faltenbildung ist nicht, wie früher, nur das Epithel betheiligt, sondern die grössern Falten, welche am Epithel eine Anzahl kleinerer Falten enthalten, erstrecken sich auch auf die Ringmusculatur. Ganz frei von Falten treffen wir jetzt den Vorderdarm bis zur Mundöffnung überhaupt nirgends mehr an, der einfache, ringförmige Querschnitt ist eine überwundene Entwicklungsstufe und kommt vollständig zum Wegfall.

Das Epithel ist mit der Erweiterung des Lumens relativ niedriger geworden und trägt denselben Charakter wie im Kaumagen, indem es mit ausserordentlich zahlreichen, dicht gedrängten Kernen erfüllt ist, von welchen eine beträchtliche Anzahl im Kampf ums Dasein senil degenerirt (Fig. 33), während karyokinetische Figuren vollständig fehlen. Epithel und Kerne erscheinen sehr dunkel roth (Säurfuchsin), weiter vorn etwas heller, entsprechend ihrem frühern Verhalten, und ärmer an senilen Kernen; auch lassen sich hier Zellgrenzen erkennen, deren Nachweis weiter hinten nicht mehr gelingt.

Der vorderste Abschnitt des Oesophagus hat sich, abgesehen von einer geringen Vermehrung der senilen Kerne, nicht merklich verändert; nur tritt die Affinität des Plasmas der Epithelzellen zur Pikrinsäure gegen früher mehr zurück. Kerntheilungsfiguren fehlen.

Am 9. Tage der Puppenperiode hat der Kropfabschnitt sehr bedeutend an Ausdehnung gewonnen. Die Musculatur läuft wieder glatt über die Epithelfalten weg. Das Epithel ist relativ niedriger geworden, doch sind seine Zellen noch immer cylindrisch. Kerne und Zellplasma verhalten sich in ihrer Farbstoffreaction wie früher, doch erscheint das ganze Epithel heller. Die senilen Kerne sind bis auf geringe Reste resorbirt, und die Kernvermehrung ist so stark, dass die in der

Theilung begriffenen Kerne häufig einander stören und zuweilen fast über die innere Grenze des Epithels hinaus in das Lumen gedrängt werden (Fig. 34). Vereinzelte im Lumen liegende Kerne scheinen dem Drängen zum Opfer gefallen und ganz aus dem epithelialen Verband ausgestossen worden zu sein.

Eine eigentliche Basalmembran und Intima fehlen noch, doch heben sich bei der successiven Erweiterung des Kropfes in unbestimmten Zwischenräumen resistentere Innenhäutchen von ihrer Matrix, dem Epithel, ab und füllen in concentrischer Lagerung das Lumen des Kropfes aus. Im vordern Abschnitt finde ich das Epithel des Kropfes in Ruhe. Kerntheilungsfiguren fehlen, die Zellgrenzen sind deutlich, die Kerne regelmässig einreihig angeordnet. Eine zarte Intima ist deutlich zu erkennen; die Basalmembran wird nur durch die äussern Zellwände vertreten.

Das orale Ende des Oesophagus befindet sich in langsamem Wachsthum. Das meist cylindrische, hier und da cubische Epithel zeigt deutliche Zellgrenzen. Das Zellplasma bleibt fast ungefärbt. Die rundlichen Kerne sind blass rosa (Säurefuchsin) und arm an Chromatin. Kerntheilungsfiguren sind in verhältnissmässig geringer Anzahl vorhanden, ebenso senile Kerne im Anfangsstadium der Chromatolyse.

Etwas weiter vorgeschritten finden wir die Entwicklung bei einer 14 Tage alten Puppe. Der Kropf hat seinen definitiven Umfang fast schon erreicht, und seine Wand zeigt eine vielfache Faltung, an welcher sich die schwache Ringmusculatur in geringerm Maasse betheiligt (Fig. 35). Die Stelle der stärksten Lumenerweiterung liegt weit oralwärts von der hintern Grenze, doch dieser näher als dem vordern Ende des Kropfes. Die Faltung ist in der hintern Hälfte stärker als in der vordern. Das Epithel des hintern Abschnitts, welcher kräftigere Ringmuskeln besitzt, in denen hier und da Kerntheilungsfiguren auftreten, besteht aus cylindrischen Zellen, deren Höhe gegen früher merklich zurückgegangen ist. Die Zellgrenzen sind ziemlich deutlich, und das Plasma nimmt Säurefuchsin auf. Nach innen haben die Zellen eine zarte, glatte Intima gebildet, welche, von der Fläche gesehen, eine ziemlich regelmässige hexagonale Felderung sehr deutlich erkennen lässt. Eine Basalmembran lässt sich nicht nachweisen. Die Anzahl der Kerne erscheint gegen früher gering, weil sie sich auf der durch die Ausdehnung und Faltung der Kropfwand vergrösserten Oberfläche ausgebreitet haben. Sie liegen stets an oder nahe der Basis der Zellen in höchstens zwei Reihen, sind nicht sehr stark gestreckt und erscheinen ziemlich dunkel gefärbt (Säurefuchsin). Ihr

Chromatinreichthum ist nicht auffallend gross, aber die einzelnen Chromatinkörnchen erscheinen grösser als früher. Weder Karyokinesen noch senile Kerne lassen sich auf diesem Stadium nachweisen. Das weitere, nur noch geringe Wachsthum hängt allein von der Ausdehnung des vorhandenen Zellenmaterials ab und wird nicht durch weitere Zellenvermehrung bewirkt. Nach vorn, in der weitesten Kropfpartie, wird die Intima wenig stärker und färbt sich gelb (Pikrinsäure), die Kerne werden zahlreicher, liegen dichter gedrängt und sind in Folge dessen stärker gestreckt. Das zwischen Intima und Kernen gelegene Plasma ist schwach oder gar nicht gefärbt. In dem nach vorn sich verengernden vordern Abschnitt des Kropfes sind die Epithelzellen 3—4 Mal so hoch wie in dem hinter ihm gelegenen erweiterten Abschnitt. Die Zellgrenzen treten scharf hervor, das Zellplasma ist kaum oder sehr blass gefärbt (Säurefuchsin), die Intima äusserst zart, hyalin und ungefärbt. Die rundlichen Kerne liegen in einer Reihe in der Mitte ihrer Zellen, nehmen etwas mehr Säurefuchsin auf als das Zellplasma und lassen neben dem fein vertheilten Nuclein einige grössere (Paranuclein-?) Klümpchen erkennen.

Der vorderste Abschnitt des Oesophagus, der eigentliche Speiseleiter, zeigt in vieler Hinsicht einen ganz andern Charakter als der Kropfabschnitt, von welchem er sich hauptsächlich durch den Besitz einer tiefern Längsfalte, durch sein geringeres Kaliber, schwächere Faltenbildung und den Besitz kräftiger Längsmuskeln unterscheidet. Seine Epithelzellen sind cylindrisch und von wechselnder, im Bereich der Hauptlängsfalte aber stets sehr beträchtlicher Höhe. Die Zellgrenzen färben sich mit Säurefuchsin roth, während der Zellinhalt (mit Ausnahme des Kerns) durchaus farblos erscheint und nur die innerste Plasmaschicht schwach röthliche und gelbliche (Pikrinsäure) Körnchen enthält. Die chitinöse Intima ist noch zart und färbt sich blassgelb. Eine Basalmembran lässt sich zwar mit Sicherheit nachweisen, aber sie ist noch bedeutend schwächer entwickelt als die Intima. Auf die Auflösung der verdickten larvalen Basalmembran komme ich an anderer Stelle noch zurück. — Die Kerne, deren Achromatin theils gar nicht, theils blassrosa gefärbt ist, sind rund und relativ klein. Sie liegen fast durchweg nahe der innern Zellwand und sind nur theilweise höchstens bis zur Mitte der Zellen herabgerückt.

Bemerken will ich noch, dass jetzt schon an jeder Seite des dorsoventral comprimirten vordern Oesophagusabschnitts stets mindestens 3, oft noch mehr mit ihren Innenwänden einander berührende, sehr constante Fältchen auftreten, welche wohl als eine mechanische Vor-

richtung zur Erleichterung der Bewegung der dorsalen und ventralen Oesophaguswand gegen einander und in entgegengesetzter Richtung zu verstehen sind.

Bei einer 16 Tage alten Puppe besteht der Hauptfortschritt darin, dass die zarte Intima des Kropfes kleine Falten bildet, also nicht mehr glatt über das Epithel fortläuft. Eine Basalmembran, welche noch sehr zart und bei ihrer Lage zwischen dem Epithel und der in Bildung begriffenen Musculatur schwer zu erkennen ist, lässt sich durch Färbung mit Pikrinsäure sicher nachweisen.

Bei einer 17 Tage alten Puppe finde ich das Epithel im Kropfabschnitt gleich den Kernen auffallend blass, sonst aber kaum verändert. Die Falten, an deren Bildung sich die ganze Darmwand mit Einschluss der Musculatur betheiligt, sind äusserst stark entwickelt. Es ist leicht einzusehen, dass diese starke Falten- und Fältchenbildung des Kropfes nicht constant ist und nur dann in Erscheinung tritt, wenn dieser nicht gefüllt ist. Bei der Füllung aber gestatten die vielfach gefalteten Wände eine sehr erhebliche Ausdehnung des Kropfes, in welchem dann eine recht beträchtliche Nahrungsmenge Platz findet.

Nahe dem hintern Ende des vordern Oesophagusabschnitts sehen wir an einer beschränkten Stelle der Hauptfalte, welche hier durch zwei Einschnitte (jedoch nicht bei allen Objecten) dreilappig geworden ist, namentlich in deren Mittellappen eine auffallende Verschiedenheit der Kerne des Epithels, welche in ihren ersten, kaum bemerkbaren Anfängen schon bei der 16 Tage alten Puppe constatirt werden kann. Die gewöhnlichen Kerne sind rund oder etwas oblong, enthalten 1—3 Paranucleinbrocken, welche als solche durch die, wie es scheint, ausschliessliche Aufnahme von Säurefuchsin charakterisirt sind, und fein vertheilte Nucleinkörnchen in geringer Menge. Das Chromatin bleibt fast ungefärbt, so dass die Kerne im Ganzen blass erscheinen. Dazwischen liegen nun andere Kerne, etwa 8 im Mittel, auf einem Querschnitt. Nur an einem Object fand ich ausnahmsweise die Drüsenzellen in sehr grosser Anzahl, nämlich auf einem Querschnitt im Mittel 41. Die Kerne fallen sofort durch ihre Grösse und dunkle Färbung auf und sind rund. Ihr Inhalt besteht aus einer grossen Anzahl von Paranucleinbrocken, welche einen relativ beträchtlichen Umfang und länglich runde Gestalt haben und sich mit Säurefuchsin intensiv roth färben. Der mit Hämatoxylin färbbare Nucleingehalt ist scheinbar nur sehr gering und auf so kleine Partikelchen beschränkt, dass sich ihre Natur nicht ganz sicher feststellen lässt. Diese grossen Kerne liegen unregelmässig zwischen den kleinern verstreut, und die

Zellen, welchen sie angehören, sind noch nicht wahrnehmbar differenzirt. Nur scheint mir ein Plasmahof in der Umgebung der grossen Kerne ein dichteres Gefüge und eine in geringem Grade höhere Affinität zu Säurefuchsin zu besitzen als das Plasma der gewöhnlichen Epithelzellen.

Bei der 18 Tage alten Puppe vergrössert sich der Plasmahof etwas, und am 19. Tage sehen wir die Zellen deutlich differenzirt (Fig. 37 *Drz*). Sie liegen in einer Reihe (auf Querschnitten) auswärts von der Reihe der kleinen Kerne, mit ihrer innern Grenze dicht an diese herangerückt, während die Aussenwand weit von der Basalmembran entfernt bleibt. Der ovale grosse Zellkörper ist von einer blau (Hämatoxylin) gefärbten Membran umgeben, welche ohne Unterbrechung, und ohne einen als Ausführungsgang zu deutenden Fortsatz zur Intima zu entsenden, geschlossen um den Zelleib herumläuft. Dieser besteht aus einer ziemlich grobkörnigen Masse, welche ausschliesslich Pikrinsäure aufnimmt. Hier und da finde ich diesen grobkörnigen Inhalt durch eine, seltener durch 2 hyaline, ziemlich grosse Vacuolen theilweise verdrängt. Die grossen rundlichen Kerne liegen in weitaus den meisten Fällen unmittelbar an der äussern (der Basalmembran zugekehrten) Zellwand und rücken nur selten an einer der seitlichen Wände etwas weiter in der Richtung nach der Intima. Ihre grossen Chromatinbrocken nehmen nicht mehr Säurefuchsin auf, sondern Hämatoxylin. Dieses Verhalten würde dafür sprechen, dass das Paranuclein, wie Flemming vermuthet, eine Vorstufe des Nucleins ist und sich, bei jungen Kernen ausschliesslich oder doch vorwiegend vorhanden, erst später bis zum Abschluss der Entwicklung und Specialisirung des Kerns in Nuclein verwandelt.

Der ganze Habitus der beschriebenen Zellen (cf. Fig. 37) legt die Vermuthung nahe, dass es sich um Drüsenzellen handelt, welche indessen nur noch angelegt werden, um später wieder zu verschwinden. Ihrer phylogenetisch frühern Function nach dürften sie als rudimentäre Speicheldrüsen anzusehen sein, deren Secret durch einen nicht mehr zur Entwicklung gelangenden Ausführungsgang in das Lumen des Oesophagus floss.

Am 20. und 21 Tage der Puppenperiode finde ich die Drüsenzellen noch in unverändertem Zustand; am 22. Tage sind sie nur noch in geringer Anzahl und im Zustand der Degeneration anzutreffen. Der Kern erscheint sehr dunkel, das Zellplasma färbt sich nicht mehr mit Pikrinsäure, sondern erscheint violett. Bei andern ist nur noch der Kern übrig, der Zelleib aber vollständig resorbirt. Bei dem

erst eben ausgeschlüpften Käfer ist in Folge der starken Verdickung der Intima, zu deren Bildung das Epithel bis auf gegen seine frühere Ausdehnung recht dürftige Reste verbraucht wird, innerhalb dieses schwachen Epithels überhaupt kein Raum mehr für die Drüsenzellen. Ihre Reste glaube ich in senil degenerirenden grössern Kernen an der Basis des Epithels wiedergefunden zu haben, welche manchmal von einem geringen Plasmahof umgeben sind. Bei ältern Käfern suchte ich in allen Fällen vergebens nach den Drüsen.

Ueber die Abstammung der Drüsenzellen von Epithelzellen kann kaum ein Zweifel sein. Sobald die Kerne als verschieden von den Epithelkernen erkannt werden können, liegen sie mitten im Epithel und weit von der Basalmembran entfernt. Gehen wir von dem Zeit punkt ihres ersten Auftretens an rückwärts in jüngere Stadien, so finden wir eine geringe Anzahl von Epithelkernen aus dem Verband der übrigen etwas basalwärts gerückt in einer Lagerung, welche der der spätern Drüsenzellen entspricht. Ich zweifle nicht daran, dass diese in die Tiefe gerückten einzelnen Zellen die Jugendzustände der Drüsenzellen sind, welche selbst, erst sehr spät in der Puppenperiode angelegt, noch vor der definitiven Entwicklung des Käfers degeneriren und deren Reste nur noch bei dem eben ausgeschlüpften Käfer nachweisbar sind, später aber, soweit das von mir untersuchte Material es beweist, durchaus fehlen.

Wenden wir uns nun zu dem Kropfabschnitt zurück, so sehen wir bei einer 19 Tage alten Puppe die Intima beträchtlich verstärkt auf Kosten des Epithels, dessen innerste Plasmaschicht sich in kurzen Zwischenräumen in Chitin verwandelt. Dieser Entstehung der Intima entsprechend sehen wir ihre äussere hyaline Schicht von zahlreichen concentrischen Linien durchzogen, welche, in kleine Falten gelegt, die schon früher hervortretende Faltung der innern Intimaschicht wiederholt, welche dem Ganzen ein sehr zierliches Aussehen verleiht. Die innerste älteste Intimalamelle ist kräftiger und resistenter als die nach aussen folgenden und unterscheidet sich durch ihre intensive Gelbfärbung (Pikrinsäure) von jenen. Die Faltung der Intima hat wohl keine andere Bedeutung, als eine starke Erweiterung des Kropfes möglich zu machen. Das Epithel ist gegen früher sehr niedrig geworden, die zahlreichen Kerne liegen in schmalen, gestreckten Zellen, welche stellenweise bis zu einem Plattenepithel reducirt sind. Die Basalmembran ist an ihrer dunklen gelben Farbe (Pikrinsäure) leicht zu erkennen.

Nach vorn wird die Faltung der Intima allmählich schwächer, greift aber zum Theil noch auf den vordern Oesophagusabschnitt über, welcher in seinem hintern Ende ausser der charakteristischen Hauptfalte eine unregelmässige reiche Längsfaltenbildung erkennen lässt und sich durch den Besitz kräftiger Dilatatoren als Schlingapparat zu erkennen giebt. Weiter vorn wird der Querschnitt im Allgemeinen sechslappig und zeigt am vordern Ende die schon erwähnte dorsoventrale Compression und die Seitenfältchen, welche eine Art Gelenkverbindung zwischen der dorsalen und ventralen Wand bilden. Die glatte, nur zum Theil mit spärlichen zarten Börstchen besetzte Intima lässt auch hier eine starke gelbe Innenlamelle und zahlreiche feine, hyaline Aussenlamellen erkennen, entbehrt jedoch der feinen Faltung, welche sie im Kropf besitzt.

Bei dem jungen Käfer finden wir im Allgemeinen dieselben Verhältnisse wieder, nur ist mit der weitern Verstärkung der Intima das Epithel noch mehr reducirt (Fig. 36). Die Musculatur besteht aus einer äussern Ring- und einer etwas schwächern innern Längsfaserschicht.

Der verhältnissmässig einfache, zweitheilige Oesophagus der Larve hat sich in einen complicirten viertheiligen Abschnitt des Darms verwandelt. Der bei der Larve als einfaches Leitungsrohr auftretende zweite Abschnitt wächst namentlich unter Betheiligung des Imaginalrings sehr bedeutend und differenzirt sich zu drei verschiedenen Organen: dem Kropf, Kaumagen und Oesophagusstiel, während der Anfangstheil keine so erheblichen Umwandlungen durchzumachen hat und sich jeden Falls ausschliesslich aus larvalem Zellenmaterial aufbaut. Für seine phylogenetisch frühere höhere Specialisirung sprechen die vorübergehend auftretenden, der Imago fehlenden Drüsenzellen.

Die Neubildung der Musculatur am Vorderdarm während der letzten Larvenperiode.

Die Auflösung der Oesophagusmusculatur nimmt ihren Anfang erst, nachdem die Regeneration des Epithels am imaginalen Ende schon begonnen und geringe Fortschritte gemacht hat, aber doch noch bevor es durch fortgesetzte Vermehrung seiner Zellen so weit an Ausdehnung gewonnen hat, um im Querschnitt die Form des eisernen Kreuzes anzunehmen. Da die der Erneuerung der Muskeln vorausgehende Auflösung im Umkreis des Imaginalrings sich zuerst zeigt und dann langsam, indem sie stets etwas hinter der Grenze zwischen larvalem und imaginalem Epithel zurückbleibt, nach der Mundöffnung zu vorrückt, kann man den Umwandlungsprocess bis zu einer gewissen Grenze an

ein und demselben Object studiren. Um mich nicht fortwährend wiederholen zu müssen, gebe ich hier keine Beschreibung der einzelnen Stadien mit Rücksicht auf das Alter der Larve, sondern beschränke mich auf eine zusammenfassende Darstellung der Umwandlungen der Musculatur, unter deren specieller Berücksichtigung sich einzelne Stadien zur bessern Uebersicht unterscheiden lassen. Wenn ich also im Folgenden von Stadien der Regeneration spreche, so geschieht dies nur mit Rücksicht auf die Musculatur, nicht auf den ganzen Oesophagus.

Noch bevor eine merkliche Veränderung an der Musculatur constatirt werden kann, findet eine von hinten nach vorn langsam vorschreitende Einwanderung bezw. Vermehrung der in geringer Menge bereits vorhandenen Bindegewebselemente statt, so dass die zwischen Ring- und Längsfasern frei bleibenden Zwischenräume in immer höherm Grade von ihnen eingenommen werden (Fig. 16). Auch der Ringmuskellage aussen anliegende amöboide Wanderzellen lassen sich in sehr geringer Anzahl, aber nur dann mit Sicherheit nachweisen, wenn sie frei, d. h. durch einen Zwischenraum von den Fasern getrennt, liegen. Sobald sie sich diesen eng anschmiegen, ist ihre specifische Natur nicht mehr scharf zu erkennen, und das gilt für alle Bilder, auf welchen die Muskelkerne im Längs- und Querschnitt mit den Bindegewebskernen und den Regenerationskernen untermischt in einer keine unterscheidbaren Bestandtheile der Beobachtung darbietenden Plasmamasse liegen, welche als mehr oder minder breiter Ring den Querschnitt des Epithels auswärts von der Basalmembran umschliesst. Der Umstand, dass die heterogenen Bestandtheile bei ihrer dichten Zusammenlagerung ausserordentlich schwer und nur bei sehr günstigen Bildern mit nur einiger Sicherheit unterschieden werden können, macht die Schwierigkeit einer richtigen Deutung der einzelnen Vorgänge sehr gross.

Wenn ich oben bemerkte, dass bei dem Beginn der Einwanderung der bindegewebigen Elemente, welche ich für identisch mit den „Phagocyten“ mancher Autoren halte, die Musculatur keine Veränderung erkennen lasse, so möchte ich hier einschränkend bemerken, dass ich zu dieser Zeit nicht selten ein schärferes Hervortreten namentlich der fibrillären Structur zu sehen glaubte, welches auf chemische Veränderungen innerhalb des Muskels hinzudeuten scheint. Ob sich diese Veränderung aber nur auf die Fibrillen oder auf das Sarkoplasma oder auch auf beide erstreckt, dafür giebt die Beobachtung eines deutlichern Hervortretens der Fibrillen nicht den geringsten Anhalt. Zudem liegt der Verdacht immer sehr nahe, dass die Ursache dieser Veränderung,

weil ihr Nachweis nicht immer gelingt, in der bei aller Sorgfalt doch stets in geringem Grade verschieden ausfallenden Behandlung der Objecte liegt und nicht auf einen natürlichen Vorgang hindeutet. Immerhin aber ist es nicht unwahrscheinlich, dass es sich thatsächlich um die ersten wahrnehmbaren Anzeichen einer beginnenden Auflösung handelt, und dafür scheint das Einwandern von Leukocyten zu sprechen, welche möglicher Weise flüssige Producte des in den Muskeln stattfindenden Umsatzprocesses aufnehmen.

Im weitern Verlauf der Auflösung geht zunächst die Querstreifung verloren, dann verschwinden die Fibrillen, und die äusserst feinkörnelige Masse, welche von dem weniger deutlich als früher erkennbaren Sarkolemma umschlossen wird, behält noch kurze Zeit ihre grössere Affinität zur Pikrinsäure bei, hat aber gegen früher einen mehr röthlichen Ton (Säurefuchsin) angenommen. Der ganze Inhalt der Faser, mit Ausnahme der Kerne (und des Sarkolemmas), ist also zu einer homogenen Masse geworden, wenn man will, durch einen Act der „Autophagocytose". Die Fibrillen sind mit dem Sarkoplasma zu einer Masse verschmolzen und durchaus nicht mehr als solche zu erkennen. Sie sind es also, welche, soweit die Beobachtung reicht, zuerst der Auflösung anheim fallen und nicht diese überdauern, um dann erst von Pagocyten verzehrt zu werden. Vielmehr spielt sich ihre Auflösung im Innern der Faser ganz ohne Betheiligung von Phagocyten ab, für deren zerstörende Mitwirkung an der Degeneration überhaupt kein Anzeichen vorliegt.

Die Kerne erscheinen unverändert. Auf einem nur wenig spätern Stadium ist auch das vorher durch starke Aufnahme von Säurefuchsin charakterisirte Sarkolemma nicht mehr nachweisbar, sei es, dass es ebenfalls aufgelöst ist, sei es, dass es eine chemische Veränderung erlitten hat, oder schliesslich, dass die enge Apposition an den nunmehr ebenfalls intensiv roth gefärbten Faserinhalt sie der Beobachtung entzieht. Sicher ist, dass die Muskeln ihre Continuität auch jetzt noch bewahren, ein Umstand, welcher auf das vorläufige Fortbestehen einer festern Grenzschicht hindeuten mag. An den Kernen fällt zunächst nur auf, dass die achromatische Substanz von Säurefuchsin stärker gefärbt ist als früher und das Chromatin weniger Hämatoxylin aufnimmt als in den ruhenden Muskelkernen. Da ein ganz analoges Verhalten hinsichtlich der Färbbarkeit bei den zerfallenden Kernen, z. B. des Mitteldarmepithels, beobachtet werden kann, so liegt die Vermuthung nahe, dass die larvalen Muskelkerne ihrer Auflösung entgegen gehen. Aber einmal fehlen die weitern Stufen der Auflösung, welche wir erst später

bald in grösserer, bald in geringerer Menge als senil degenerirende Kerne finden, durchaus, und ferner ist eine Abnahme der Kernanzahl innerhalb der Muscularis, welche bei einem Verschwinden aller larvalen Kerne doch sehr auffallend sein müsste, da ein Ersatz durch karyokinetische Theilung einstweilen noch nirgends beobachtet wird, nicht zu bemerken. Ich glaube demnach schliessen zu dürfen, dass die larvalen Muskelkerne sich ganz ähnlich verhalten wie viele larvale Epithelkerne des Darmes, indem sie zwar eine vorübergehende chemische Veränderung erfahren, deren Natur freilich dunkel bleibt und sich nur durch das veränderte Verhalten gegen verschiedene Farbstoffe documentirt, dass sie aber, ohne aufgelöst zu werden, sich als Kerne erhalten und zum grössern Theil in die imaginale Musculatur übergehen.

Im weitern Verlauf sehen wir dann die Muskelfasern an Durchmesser mehr und mehr verlieren und stellenweise zerreissen (Fig. 15); die Theilstücke lassen eine ziemlich grobe, fädige Structur erkennen, welche mit den Fibrillen jedoch nicht verwechselt werden kann. Dennoch ist dies wohl öfter geschehen und hat mich bei *Hydrophilus* zu der irrigen Anschauung geführt, dass die Thätigkeit der Phagocyten darin bestehe, diese Reste fortzuschaffen. Ich muss allerdings zugeben, dass kleinere Muskelfetzen, wie sie sich gelegentlich auf Schnitten darstellen, in engster Nachbarschaft einer oder mehrerer Leukocytenzellen sehr leicht zu der Ansicht verführen, dass diese als Phagocyten die Muskelreste in sich aufzunehmen im Begriff sind. Aber ich habe bei *Cybister* trotz angestrengtester Aufmerksamkeit auf die Thätigkeit der Phagocyten nie ein Bild gefunden, welches eine mit Muskelresten erfüllte Zelle hätte erkennen lassen. Auch finde ich hier im Umkreis der Stelle, an welcher die sich neu bildenden Muskeln an die reducirten Fasern anstossen, eine so geringe Anzahl von Leukocyten, dass sie gar nicht im Stande sein können, durch Wegräumen der Trümmer Platz für die vorrückenden regenerirten Muskeln zu schaffen.

Nachdem die Reduction der Muskeln bis zu diesem Stadium gelangt ist, sehen wir die Kerne wieder deutlicher hervortreten und sich ausserordentlich stark vermehren. Alle Kerne sind von Sarkoplasma umgeben, und dieses ist zweifellos identisch mit dem umgewandelten larvalen Muskelplasma, dessen Reduction eben nicht zu einem vollständigen Verschwinden führt. Die Theilung der Kerne findet auf karyokinetischem Wege statt. Die Spindel liegt in der Streichrichtung der Muskeln, die Theilungsebene steht also senkrecht zur Längsaxe der Fasern. Die ganze Sarkoplasmalage mit den eingeschlossenen, bald lang gestreckten, bald rundlichen Kernen (Fig. 13, 14) nimmt an

Dicke ganz besonders im hintern Oesophagusabschnitt sehr bedeutend zu. Wenn nun auch auf diesem Stadium von einem Sarkolemma keine Spur zu erkennen ist, so sieht man doch von vorn herein das Ganze in Gestalt eines Flechtwerks aus lang gezogenen, von einander wohl zu unterscheidenden dicken Fäden gebildet, innerhalb deren die Kerne reihenweise angeordnet sind. Discrete einkernige Spindelzellen konnte ich nicht erkennen, und wenn solche auch Anfangs vorhanden sein mögen, so treten sie doch sogleich mit benachbarten in engste Verbindung, so dass man nur einen lang gestreckten Plasmafaden erkennt, welcher eine grössere Anzahl hinter einander gelegener Kerne enthält. Das Muskelplasma nimmt noch immer ausschliesslich Säurefuchsin auf, wenn auch jetzt in etwas geringerm Grade. Die Kerne haben ein ganz ähnliches Aussehen wie die des Epithels und unterscheiden sich nur durch ihre wechselnde Form von jenen. Meistens (Fig. 12) verschwinden die Leukocyten ganz aus dem regenerirten Bereich oder bleiben nur in ganz geringer Anzahl darin zurück.

Ich habe Eingangs schon von den Kernhäufchen gesprochen, welche sich in den Muskeln, namentlich in der Umgebung des Imaginalrings, vorfinden und von welchen die Regeneration wahrscheinlich ausgeht. Während dieser entziehen sie sich nun leider der Beobachtung, indem ihnen die umgewandelten larvalen Kerne vollkommen gleichen. So bleibt es unentschieden, welche Rolle ihnen später zufällt, ob sie es allein sind, welche durch ihre Theilungen das Kernmaterial vermehren, eine Annahme, zu deren Gunsten die besondern, weiter unten näher erörterten Verhältnisse im vordersten Oesophagusabschnitt in Anspruch genommen werden könnten, oder ob auch die larvalen Muskelkerne von der Theilung ergriffen werden, wie es der Vergleich mit der Mitteldarmmusculatur sehr wahrscheinlich macht. Jeden Falls lässt sich gegen ihre Natur als imaginale Kerne, welche durch Theilung das Muskelmaterial vermehren, sobald die Vorgänge der Degeneration ihnen Gelegenheit hierzu geben, nichts einwenden, und man könnte sie wohl als überschüssige Reservekerne auffassen, welche durch ihre schnelle Vermehrung, ohne zuvor eine Umwandlung erfahren zu müssen, in kurzer Zeit eine sehr mächtige Muscularis zu liefern wohl geeignet sind.

Ueberall da, wo die Oesophagusmusculatur das in Fig. 11—14 dargestellte Stadium erreicht hat, verlaufen von hinten nach vorn durch den Muskelschlauch 4 Streifen (*lst*), welche die ganze Ringmuskelmasse in 4 Segmente zerlegen. Wo der Querschnitt der Anlage des Kaumagens die Form des eisernen Kreuzes hat, liegen diese

Zwischenstreifen auf der Mitte der äussern Fläche der Aussenfalten. Charakterisirt sind sie sehr auffallend dadurch, dass sie von Kernen entweder ganz frei bleiben oder solche sich nur ganz vereinzelt in ihnen vorfinden. Nach hinten verbreitern sich diese Streifen nicht unbedeutend, um schliesslich eine zunehmende Anzahl von Kernen in sich aufzunehmen. Die dicht gedrängten Spindelzellen, die genetischen Vorstufen der Muskelfasern, stossen hier gegen einander, ohne in einander überzugehen. Der gegenseitige Druck, welchen sie an dieser Stelle auf einander ausüben, führt zu einer eigenthümlichen Structur innerhalb des Myoplasmas, welche in ihrer Ausbildung bei den verschiedenen Objecten mannigfach wechselt. — Die Erscheinungen der Regeneration lassen sich namentlich von dem Zeitpunkt an, in welchem eine starke Vermehrung der Muskelkerne bemerkbar wird, mit einiger Sicherheit nur an Längsschnitten durch die Muskeln verfolgen. Bei Querschnittsbildern durch die Längsmuskellage lässt sich kaum entscheiden, ob man es mit einem Muskelquerschnitt zu thun hat oder mit einer der vielen Bindegewebszellen oder Leukocyten, welche sich vornehmlich hier ansammeln; denn die im Querschnitt rundlichen und klein erscheinenden Muskelkerne sind von den in ihrer Umgebung befindlichen Kernen anderer Herkunft nicht zu unterscheiden, und beide erscheinen von einem nur in der Form etwas wechselnden Plasmahof umgeben, dem die für die Musculatur charakteristischen Merkmale — Fibrillen und Sarkolemma — noch durchaus fehlen.

Bei der Larve, welche kurz vor der Verpuppung steht, sehen wir die Regeneration am weitesten in der Umgebung des Imaginalrings vorgeschritten. Hier und weiter oralwärts, im Bereich der stärksten Ausdehnung des Oesophagus, sehen wir die Zwischenräume zwischen den einzelnen Muskelzügen, den genetischen Vorstufen der Fasern, fast ganz verschwunden, weil sie unter langsamem Dickenwachsthum bis zur Berührung einander nahe gerückt sind. Fibrillen sind noch nicht nachweisbar, aber das Myoplasma, welches körnelig erscheint, hat jetzt eine weniger starke Affinität zu Säurefuchsin und ist von einem äusserst zarten Häutchen umgeben, der ersten Andeutung eines sich bildenden Sarkolemmas. Die Anzahl der Kerne erscheint gegen früher namentlich in der die stärkste Anschwellung zeigenden Oesophaguspartie noch erheblich vermehrt, und hier ist von einem Sarkolemma noch nichts zu erkennen. Die Längsmuskeln sind sehr schwach entwickelt, und Leukocyten fehlen in ihrer Umgebung vollständig. Erst weiter vorn finden sie sich wieder, während dort die Muskelkerne an Zahl im Vergleich zu den hintern Partien abnehmen. Im Bereich des larvalen

Kauapparats sehen wir die Musculatur noch unverändert und mit deutlicher Querstreifung. Wir werden die Regeneration der Musculatur dieses Abschnitts, welche erst während der Puppenperiode beginnt, später besonders behandeln. Da hier weder Leukocyten in die Musculatur einwandern noch auch eine so starke Vermehrung der Fasern stattfindet wie am Kaumagen, liegen die Verhältnisse im Allgemeinen günstiger, die Bilder sind klarer und bereiten der Beobachtung weniger Schwierigkeiten. Zunächst führe ich die Darstellung der Muskelregeneration im hintern Abschnitt des Oesophagus zu Ende.

Die Entwicklung der Musculatur während der Puppenperiode.

Der fortschreitenden Ausdehnung des Kaumagens und Kropfes entsprechend sehen wir den Muskelschlauch unter Vermehrung seiner Kerne durch mitotische Theilung während der Puppenperiode stark an Masse zunehmen. Solange ein eigentliches Sarkolemma noch fehlt, differenziren sich aus dem Ringmuskelschlauch immer neue Fasern heraus. Wo Kerntheilungsfiguren auftreten, finden sich auch senile Kerne, doch meist in nur geringer Anzahl. Bemerken will ich hier kurz, dass während der Ruhepause zur Zeit der Vollendung des Puppenepithels im Mitteldarm auch eine grössere Anzahl meist zusammenliegender Muskelkerne (Fig. 21) jene für die Epithelkerne beschriebene innere Chromatinkappe sehr deutlich zeigen. Eine befriedigende Erklärung für diese Erscheinung dürfte nicht leicht zu finden sein. Jeden Falls zeigt sie, dass die Entwicklungsvorgänge des Epithels und der Musculatur parallel laufen und nicht ganz unabhängig von einander sich abspielen. — Die Kerntheilungsfiguren werden in der Musculatur nie in sehr starker Häufung angetroffen, doch finden sie sich auf allen Stadien, welche im Epithel Kerntheilungen erkennen lassen.

Die erwähnten 4 Längsstreifen am Muskelschlauch im Bereich des Kaumagens sind bei der 4 Tage alten Puppe noch nachweisbar, verwischen sich aber bald durch einwandernde Muskelkerne und fehlen am 6. Tage ganz. Sobald in den Leisten des Kauapparats Hohlräume zwischen den Falten der Basalmembran auftreten, dringt die proliferirende Musculatur in diese ein und füllt sie zum Theil vollständig aus. Mit dem Auftreten eines am 14. Tage schon sehr deutlich nachweisbaren Sarkolemmas ist die Neubildung von Fasern beendet. Das weitere Wachsthum kann nur noch die Fasern verlängern und verdicken. Fibrillen sind noch nicht überall mit Sicherheit zu

erkennen, doch lässt sich an vielen Stellen eine feine Längsstreifung nachweisen. Wie wir es später auch im vordersten Oesophagusabschnitt wiederfinden werden, hat eine geringe Einwanderung von Fettkörperzellen zwischen die Muskelfasern stattgefunden, welche als Nährzellen betrachtet werden können, weil ihre Auflösung mit dem Wachsthum der Fasern fortschreitet.

Am 17. Tage der Puppenperiode sind die Fibrillen in allen Fasern deutlich zu erkennen, doch fehlt die Querstreifung noch durchaus, während sie an den Muskeln des Kropfes schon früher deutlich hervortritt. Sie wird am Kauapparat zuerst in Gestalt schmaler, weit aus einander liegender Querscheiben bemerkbar, welche einander allmählich näher rücken, aber häufig noch bei dem jungen Käfer so undeutlich sind, dass ihr Nachweis stellenweise überhaupt nicht gelingt. Auch bei alten Käfern tritt die Querstreifung wenig hervor, während die Fibrillen ohne Schwierigkeiten zu erkennen sind.

Bei der Imago besitzt der Oesophagusstiel, namentlich vor seinem Uebertritt in den Mitteldarm, eine kräftige Ringmuskelschicht und gewinnt durch diese im Verein mit seinem relativ sehr engen Lumen die Bedeutung eines fest verschliessbaren Pylorus, durch welchen die im Kaumagen zerkleinerte Nahrung zurückgehalten werden kann. Wie im Kaumagen, ist auch im Endabschnitt von einer Längsmusculatur kaum die Rede. Die überaus kräftige Ringmusculatur im Verein mit den schon bei der Beschreibung des imaginalen Kaumagens erwähnten Dilatatoren einzelner Falten und die Elasticität der starken Chitinintima ermöglichen allein die bei dem Bau des Kaumagens zweckmässigen Bewegungen seiner Wände, und die Längsmusculatur ist überflüssig geworden. Nur in den Leisten erster Ordnung finden wir Längsfasern, welche eine schneidende Bewegung der 4 Messer ermöglichen und schräg nach vorn und aussen verlaufen. — Am Kropf finden wir eine äussere Ringmuskellage von ziemlicher Mächtigkeit (Fig. 36) im hintern Abschnitt, welche nach vorn schwächer wird, und wohl entwickelte innere Längsfasern. Die Querstreifung ist schwach ausgebildet und besteht aus einfachen Querscheiben.

Ich komme nun zur Darstellung der Umwandlungen der Musculatur im vordersten Oesophagusabschnitt, welche bei dem Eintritt in die Puppenperiode ihren larvalen Zustand noch beibehalten hat. Da sich die Entwicklungsstadien nach sichern Merkmalen am Epithel leicht unterscheiden lassen, mit dem Alter der Puppe aber nicht genau parallel gehen, so dass die Entwicklung bei einer ältern Puppe hinter der einer jüngern zurückstehen kann, werde ich der folgenden Darstellung

eine Eintheilung nach Stadien zu Grunde legen und in Klammern das Alter nach Tagen hinzufügen.

1. Stadium (24 Stunden alte Puppe).

Da der allmähliche Schwund der verdickten Basalmembran der Hauptfalte des Larvenösophagus eine Verlagerung der in ihren Bereich fallenden Muskeln zur Folge hat, werde ich ihre Auflösung im Zusammenhang mit der Entwicklung der Musculatur behandeln. Ihr wechselnder Kerngehalt lässt vermuthen, dass sie nicht allein vom Epithel gebildet ist, sondern dass sich an ihrem Aufbau bindegewebige Elemente stark betheiligen, deren Plasma sich zu der kernhaltigen Grundsubstanz umgewandelt hat. Am 1. Tage der Puppenperiode lassen sich in dieser kernhaltigen Basalmembran sehr geringe Spalträume nachweisen, doch ist sie im Allgemeinen noch wohl erhalten und färbt sich mit Pikrinsäure gelb. Die Musculatur lässt Längs- und Querstreifung noch deutlich erkennen, das Sarkolemma ist roth (Säurefuchsin), sein Inhalt gelb (Pikrinsäure) tingirt. Die Kerne erscheinen blass, da ihr achromatischer, von einer rothen Membran umschlossener Inhalt keinen Farbstoff aufnimmt. Die chromatische Substanz ist meist nur durch wenige Körnchen vertreten. Der Unterschied zwischen Nuclein und Paranuclein tritt nicht scharf hervor. Hier und da finden sich senile Kerne sehr vereinzelt. Karyokinesen fehlen. Die Kerne sind im Allgemeinen wenig gestreckt.

2. Stadium (2 Tage alte Puppe).

Die verdickte Basalmembran ist zum Theil fädig zerrissen und die Längsmusculatur mit einzelnen Fasern zwischen ihre Lücken eingedrungen. Bemerkt sei übrigens, dass entsprechend der individuell verschiedenen Ausbildung der verdickten Basalmembran diese sich nicht selten noch bis zum 4. Tage intact erhält.

Die Musculatur hat ihre Querstreifung noch nicht verloren, wenngleich sie weniger deutlich hervortritt. Die früher gelbe Färbung hat einen matt röthlichen Ton erhalten. Das Sarkolemma tritt deutlicher hervor als früher und färbt sich kräftig roth. Das Achromatin der Kerne nimmt etwas Säurefuchsin auf. Die Dilatatorenfasern erscheinen tief gelb, ihre Kerne sehr dunkel. Die Anzahl der senilen Kerne hat nicht zugenommen; Karyokinesen fehlen.

3. Stadium (3 Tage alte Puppe).

Die Basalmembran ist gelb und enthält einige blasse Kerne. Muskelinhalt und Sarkolemma erscheinen hell gelb, letzteres an manchen Stellen violett (Hämatoxylin?). Die Querstreifung ist noch immer

nachweisbar, und dass die Fasern ihre Contractionsfähigkeit noch besitzen, beweist das vielfach gefaltete Sarkolemma. Die Kerne haben dasselbe Aussehen wie im 1. Stadium; nur einige zeigen eine Chromatinanhäufung, entsprechend der für die Epithelkerne beschriebenen. Senile Kerne sind in geringer Anzahl vorhanden, karyokinetische Figuren fehlen.

4. Stadium (4 Tage alte Puppe).

Die Basalmembran ist ihrer Hauptmasse nach kaum blass gelb gefärbt, und ihre Kerne erscheinen blasser als die der umgebenden Gewebe. An ihrer innern Umgrenzung färben sich die der Basis der Epithelzellen anliegenden Partien violett und ebenso die von jenen centrifugal ausstrahlenden Fäden.

Die Muskeln sind noch immer contractionsfähig, das Sarkolemma erscheint theils roth, theils violett gefärbt. Quer- und Längsstreifung sind mehr oder weniger deutlich, aber noch sicher nachweisbar. Die Muskeln färben sich gelb. Die Dilatatoren, in welchen sich häufiger Kernnester in dem fibrillenfreien Sarkoplasma vorfinden als in der übrigen Musculatur, sind intensiver gelb gefärbt und zeigen noch eine sehr deutliche Streifung. Ihre meist rundlichen oder wenig gestreckten Kerne nehmen etwas Säurefuchsin auf. Eine besondere Anordnung der Chromatinkörnchen lässt sich nicht mehr constatiren. Senile Kernreste sind selten, Kerntheilungsfiguren fehlen.

5. Stadium (6 Tage alte Puppe).

Die Basalmembran hat im Wesentlichen noch dieselbe Gestalt wie im 4. Stadium, doch erscheint ihre ganze Masse jetzt mehr violett getönt. Diese Färbung ist an den Rändern überall intensiv und schreitet allmählich abblassend von diesen nach innen vor. Zwischen den Fäden finden sich ausser einigen Kernen Längsmuskelfasern in auffallend grosser Anzahl. Das Sarkolemma ist rothviolett gefärbt, sein Inhalt, dem die Querstreifung jetzt fehlt, gelbroth. Die Fibrillen sind mit Sicherheit nur noch an den äussersten Ringmuskelfasern nachweisbar, und hier fehlen Karyokinesen. Im Allgemeinen finden wir den Muskelfaserinhalt in Gestalt einer streifig-körneligen, geronnenen Masse. Die Kerne zeigen ein sehr verschiedenes Aussehen je nach dem Zustand, in welchem sie sich befinden. Meist sind sie dunkler und chromatinreicher als früher; häufig sind Paranucleinkörperchen deutlich zu erkennen. Auch hier spricht viel dafür, dass es sich in ihnen um eine genetische Vorstufe des Nucleins handelt, welches vor der Theilung der Kerne vermehrt wird. Diese findet in der Ring- und Längsmuscu-

latur sowie in den Dilatatoren statt, und zwar ist ihr erstes Auftreten nachweislich an die Kernhäufchen gebunden, welche ich bei der Larve schon aufgefunden und für den Kaumagen als imaginale Regenerationszellen der Musculatur in Anspruch genommen habe. Senile Kerne sind selten.

6. Stadium (8 Tage alte Puppe).

Die Basalmembran ist grössten Theils aufgelöst; ihre Reste umgeben als ein violettes reticuläres Gerüstwerk die Längsmuskelfasern. Ihre Kerne zeigen den für die Degeneration charakteristischen tröpfchenförmigen Zerfall. Das Sarkolemma ist nur an den äussersten Ringfasern noch zu erkennen und färbt sich violett. Längs- und Querstreifung sind vollständig verschwunden; die Muskeln setzen sich aus einer die Form von Fasern, welche jedoch beträchtlich dünner erscheinen als die ursprünglichen Fasern, beibehaltenden feinkörneligen Masse zusammen, welche mehr Affinität zu Säurefuchsin verräth und nur noch hier und da gelblich gefärbt ist. Die Kernvermehrung ruht. Die Kerne sind reich an Chromatin, und ihr Achromatin nimmt durch Aufnahme von Säurefuchsin eine tief rothe Färbung an; nur wenige Kerne sind blass. In der Regel lassen sie einige Paranucleinkörnchen deutlich erkennen. Die Anzahl der senilen Kerne ist gestiegen.

7. Stadium (9 Tage alte Puppe).

Die noch zusammenhängenden Reste der Basalmembran sind gelb gefärbt und ganz von der Basis der Epithelzellen abgedrängt durch die Längsmuskelfasern. Das Sarkolemma färbt sich gelb und hebt sich dadurch deutlich von dem röthlichen Myoplasma ab, welches eine körnelige oder fädige, jedoch nicht fibrilläre Structur besitzt. Von den kernreichen, ursprünglich seitlich an die verdickte Basalmembran sich ansetzenden Dilatatoren wachsen Fasern aus, welche, durch die Längsfasern hindurchtretend, sich an die Basis der Epithelzellen ansetzen, welche sie zum Theil schon erreicht haben. Die Kerne erscheinen etwas blasser als früher, weil sie weniger Säurefuchsin aufnehmen; nur in den Dilatatoren sind sie verhältnissmässig dunkel. Senile Kerne sind bis auf wenige Reste resorbirt. Bemerkenswerth ist, dass zwischen die Ringmuskellage grosse Fettzellen aus dem umgebenden Fettkörper einwandern. Jeden Falls führen sie diesen die zum Wachsthum und zum Ersatz der verlorenen Umsatzstoffe erforderlichen Materialien zu. Das Einwandern von Bindegewebszellen oder eine Ansammlung von Phagocyten wird während der ganzen Regeneration der Musculatur in diesem Abschnitt überhaupt nicht be-

obachtet, es ist also wenigstens für diese Oesophaguspartie ganz sicher erwiesen, dass die imaginale Musculatur aus den umgewandelten larvalen Fasern hervorgeht, nicht aber aus Myoblasten, welche an die Stelle der resorbirten oder von Phagocyten zerstörten Larvenmusculatur wandern.

8. Stadium (8 Tage alte Puppe).

Die Basalmembran der Larve ist vollständig resorbirt und der ganze von den Aussenwänden der Hauptfalte begrenzte Raum mit Längsfasern ausgefüllt. Die Muskelfasern sind blass gelb (Ringmuskeln und Dilatatoren) oder schwach röthlich (Längsmuskeln), das Sarkolemma röthlich bis blass violett oder hyalin. In dem vorwiegend noch körneligen Sarkoplasma sieht man an manchen Stellen die ersten Fibrillen, welche bei sehr starker Vergrösserung wie punktirte Linien erscheinen. Die Kerne erscheinen durchweg dunkel (roth), reich an Chromatin und besonders in den Dilatatoren stark gestreckt. Senile Kerne fehlen in den Muskeln, nur in den eingewanderten Fettkörperzellen, welche die intensiv gelbe Färbung ihrer grossen Körnchen verloren haben und blass grauviolett gefärbt sind, zerfallen die Kerne allmählich. Die veränderten Fettzellen liegen zwischen der Ringmusculatur und den Längsmuskelfasern. Ich hebe besonders hervor, dass die Fettkörperzellen ausserhalb der Muscularis des Oesophagus vollkommen unverändert bleiben, sich nach wie vor intensiv gelb färben und an ihren Kernen keine Spuren senilen Zerfalls erkennen lassen. Es wird hierdurch sehr wahrscheinlich gemacht, dass die eingewanderten Zellen sich zu Gunsten des Wachsthums der Muskelfasern auflösen.

9. Stadium (16 Tage alte Puppe).

Die eingewanderten Fettzellen sind fast ganz aufgelöst. Die Muskeln erscheinen gelblich oder blass röthlich mit röthlichem Sarkolemma und theils körneliger, theils zart fibrillärer Structur. Die Kerne haben sich stark vermehrt, doch gelang es mir nur, vereinzelte mitotische Kerntheilungsfiguren aufzufinden. Die rundlichen oder wenig gestreckten Kerne erscheinen jetzt erheblich ärmer an Chromatin, die Nucleinkörnchen sind sehr klein, die Paranucleinkörnchen deutlich. Das Achromatin erscheint blass röthlich. Senile Kerne sind sehr vereinzelt anzutreffen.

10. Stadium (14 Tage alte Puppe).

Die Musculatur lässt überall deutliche Fibrillen erkennen. Hier und da findet sich noch eine Kerntheilungsfigur. Reste eingewanderter

Fettzellen lassen sich noch zwischen den Längsfasern und den Ringmuskelfasern nachweisen. Senile Kerne sind selten. Wo die charakteristischen Tröpfchen in grösserer Anzahl auftreten, lassen sie sich fast immer als Reste von Fettzellenkernen nachweisen. Im Ganzen ist das Bild gegen Stadium 9 nur wenig verändert.

11. Stadium (15 Tage alte Puppe).

Die Kernvermehrung hat aufgehört, und die Differenzirung innerhalb der Muskelfasern schreitet weiter fort. Das Sarkolemma färbt sich blass violett, sein Inhalt blass gelb. Die besonders in den Dilatatoren lang gestreckten Kerne erscheinen ziemlich dunkel, weil ihr Achromatin Säurefuchsin aufnimmt, und reicher an Chromatin als in den vorhergehenden Stadien. Die Längsstreifung ist überall sehr deutlich, und die Querstreifung beginnt sich zu entwickeln. Hinsichtlich der letztern verhalten sich die Dilatatoren anders als die übrigen Muskelfasern, indem sie nur Querscheiben ohne Nebenscheiben und breitere isotrope Scheiben erkennen lassen. An den Längsschnitten der Ringfasern dagegen gestaltet sich das Bild in so fern etwas anders, als sich an den Querscheiben deutliche Nebenscheiben unterscheiden lassen. Im Ganzen tritt an den Dilatatoren die Querstreifung sehr viel schärfer hervor als in den Ring- und Längsfasern.

12 Stadium (am 26. Tage ausgeschlüpfter Käfer).

Die Kerne erscheinen blasser und liegen stets in einer centralen hyalinen Sarkoplasmaschicht, welche von einem Hohlcylinder von Fibrillen umgeben ist. Häufig sind sie kettenartig an einander gereiht und zeigen dann verschiedene unregelmässige Gestalten. Die Dilatatoren sind seit dem 11. Stadium unverändert. An den Ringmuskeln des jungen Käfers gelang es mir in keinem Fall, an den sehr schmalen Querscheiben Nebenscheiben nachzuweisen und ebenso wenig bei ältern Käfern. Die Querscheiben sind bei beiden sehr schmal, und die Längsstreifung tritt auffallend gegenüber der verhältnissmässig schwachen Querstreifung in den Vordergrund. Die Dilatatoren unterscheiden sich auch am fertigen imaginalen Oesophagus durch ihre dichtere Querstreifung, die dunklere Gelbfärbung und die Ketten dicht gedrängter axialer Kerne von den übrigen Muskeln.

Zusammenfassung.

Kurz zusammengefasst, stellt sich die Umbildung der Musculatur am vordersten Oesophagusabschnitt, wie folgt, dar: Nachdem zunächst die Muskelfasern während der ersten Tage der Puppenperiode bis zur

Vollendung des Puppenepithels im Mitteldarm nur geringe Veränderungen erfahren haben, für welche wir in der Mitteldarmmusculatur ein Analogon finden und welche vielleicht auf eine veränderte Nutrition und Excretion, nicht aber auf eine irgend tiefer greifende Regeneration schliessen lassen, beginnen die sichern Anzeichen der Degeneration erst am 6. Tage nach der Häutung zur Puppe. Die Querstreifung schwindet, wie wir es auch im Bereich der Anlage von Kropf und Kaumagen constatiren konnten, zuerst, und gleichzeitig verliert der Inhalt der Muskelfasern mehr und mehr die sehr charakteristische und constante Affinität zu Pikrinsäure, um in sich steigerndem Maasse Säurefuchsin aufzunehmen. Bald nach dem Verschwinden der Querstreifung gehen auch die Fibrillen als geformte besondere Bestandtheile der Muskelfasern verloren, und wir finden somit hier den Verlauf der Reduction sich in ganz gleicher Weise abspielen wie am Mitteldarm und an den hintern Oesophagusabschnitten. Was nun das Studium der Umbildungserscheinungen hier sehr bedeutend erleichtert, ist das vollständige Fehlen eingewanderter Blutzellen. Die Bilder sind durchaus klar und leicht zu übersehen, weil die Einzelheiten nicht durch heterogene Gewebselemente verdeckt werden. — Nachdem nun eine Reduction der Muskelfasern stattgefunden hat, sind die Bedingungen für ein unter Betheiligung karyokinetischer Kernvermehrung stattfindendes Wachsthum gegeben. Als Vorbereitung zur Theilung der Kerne bemerken wir in diesen eine Anreicherung an Chromatin, welche sich zuerst in dem Auftreten wohl unterscheidbarer Paranucleinpartikelchen ausspricht, welche wohl als Vorstufe des Nucleins angesehen werden können. Die Kerntheilungen treten nun zuerst in den Kernhäufchen auf, welche ich früher schon erwähnt habe, so dass wenigstens für diesen Darmabschnitt ihre Natur als Reservekerne, als welche sie mit den Zellen des Imaginalrings und des Kryptenfundus im Mitteldarm zu vergleichen und auf eine Stufe zu stellen sind, sicher bewiesen ist. Die larvalen Kerne erfahren durchweg eine Regeneration, soweit sie nicht degeneriren, und lassen sich in ihrem umgewandelten Zustand von den Reservekernen und ihren Descendenten nicht mehr unterscheiden. Daher ist auch der directe Nachweis unmöglich, dass sich die larvalen Kerne an der Proliferation activ betheiligen, doch halte ich dies keineswegs für unwahrscheinlich, wenn man bedenkt, dass die larvalen Epithelkerne desselben Darmabschnitts sich karyokinetisch theilen, wenngleich sie nie (wenigstens während der letzten Larvenzeit) die Natur functionsloser ruhender Reservekerne besessen haben, sondern differenzirten Epithelzellen angehörten.

Während der Kernvermehrung, welche stets einen Ueberschuss an Kernmaterial hervorzubringen scheint, mehren sich auch hier die senil entarteten Kerne, deren Reste von dem roth (Säurefuchsin) gefärbten homogenen Myoplasma resorbirt werden. Zu einem Zerfall der Fasern kommt es nicht, vielmehr behalten diese ihre Gestalt auch nach der Auflösung des Sarkolemmas bei. Die nicht sehr erhebliche Vermehrung der Fasern geschieht, wie es scheint, in der Weise, dass entweder kernhaltige Partien sich von der Faser zweigartig abspalten oder Aeste aus ihr herauswachsen, welche später zum Theil selbstständig werden. Dafür spricht das Auftreten comparativ dünner Fasern neben dickern, und möglicher Weise ist auch die fädige (nicht fibrilläre) Structur, welche das Myoplasma zeitweise zeigt, hiermit in Zusammenhang zu bringen. Das zum Wachsthum der Fasern erforderliche Material scheinen diese zum Theil von den zwischen ihnen sich auflösenden Fettzellen zu beziehen. Noch bevor die Kernvermehrung ganz aufgehört hat, differenzirt sich ein neues Sarkolemma, welches, um ein Wachsthum möglich zu machen, resorbirt worden war. Gleich nach der Bildung des neuen, noch mit Pikrinsäure sich färbenden Sarkolemmas sehen wir als erstes Anzeichen der beginnenden Differenzirung des Myoplasmas die Affinität zu Säurefuchsin der zur Pikrinsäure weichen. Dann treten Anfangs äusserst zarte, später deutlicher werdende Fibrillen auf, welche bald auch die Querstreifung erhalten.

Die Muscularis des vordersten Oesophagusabschnitts der Imago baut sich demnach ausschliesslich aus den larvalen Muskeln desselben Darmabschnitts auf, welche weder vollständig aufgelöst noch von Phagocyten angegriffen werden, sondern, nachdem sie eine Reduction zu einfachen, fibrillenfreien und eines Sarkolemmas entbehrenden kernhaltigen Plasmafasern erfahren haben, unter mitotischer Theilung ihrer Reservekerne und wahrscheinlich auch ihrer larvalen Kerne sich vermehren und wachsen und nach Abschluss des Wachsthums ein Sarkolemma und neue quer gestreifte Fibrillen aus sich entstehen lassen.

Der Mitteldarm der erwachsenen Larve.

Das Epithel des Mitteldarms, dessen hohe, lang gestreckte Cylinderzellen durch mehr oder weniger deutliche Grenzen von einander getrennt sind, weist eine bald grössere, bald geringere Anzahl von Längsfalten auf, während eine Querfaltung nur schwach entwickelt ist und häufig kaum deutlich hervortritt. Diese Epithelfalten stülpen sich vielfach distal von der Darmaxe zu den Kryptenschläuchen aus, indem sie die Basalmembran (Fig. 38 *mb*) vor sich her treiben. Die Anzahl dieser

Schläuche ist erheblich grösser als bei der Larve von *Hydrophilus*, ihre Grösse aber geringer. Auch in ihrem Bau weichen sie etwas von denen des *Hydrophilus* ab. Das körnelig-streifige, ziemlich hyaline Plasma der Epithelzellen lässt an seiner innern Seite einen etwas modificirten, äusserst zarten Randsaum von anderm Lichtbrechungsvermögen erkennen. Um eine Chitinintima handelt es sich jedoch hier nicht, und ebenso wenig ist eine Structur bemerkbar, welche als ein poröses Häutchen oder ein Stäbchensaum gedeutet werden könnte. Ich habe, da der Stäbchensaum des später zu besprechenden Puppendarmepithels das Vorhandensein eines solchen auch schon bei der erwachsenen Larve vermuthen liess, eine grosse Anzahl von Larvendärmen darauf hin untersucht, im günstigsten Fall aber nur eine etwas kräftigere innere Umgrenzung des Epithels nachweisen können, welche sich, ähnlich wie der Stäbchensaum bei der Puppe, bei Anwendung von Hämatoxylin, Pikrinsäure und Säurefuchsin violett färbt. Wie der Stäbchensaum ist auch dieses innere Häutchen eine sehr hinfällige Bildung, welche oft nicht aufzufinden ist und nicht selten von ihrer Unterlage abgehoben im Darmlumen angetroffen wird.

Als Schutzvorrichtung für das Epithel würde ein Stäbchensaum, welcher bei *Hydrophilus* wohl entwickelt ist, sich bei *Cybister* nur schwer erklären lassen, da die Larve ausschliesslich flüssige oder halb flüssige Nahrung aufnimmt, indem sie andere Thiere niemals ganz verzehrt, sondern sich auf das Aussaugen der flüssigen und weichen Bestandtheile ihrer Beute beschränkt. Man könnte vielleicht daran denken, dass der innern Epithelwand eng angelagerte Nahrungsbissen den ausgiebigen Austritt der verdauenden Secrete verhindern würden und der Bürstenbesatz die Aufgabe hätte, den Darminhalt stets in einiger Entfernung von der Darmwand zu halten. Auch unter dieser Voraussetzung würde bei der *Cybister*-Larve der Stäbchensaum überflüssig sein, da die Secrete sich stets leicht mit der aufgenommenen flüssigen Nahrung vermischen können. Da der Stäbchensaum überhaupt bei den Insecten eine in hohem Grade vergängliche Bildung zu sein scheint und bald wohl ausgebildet ist, bald ganz fehlt, scheint er in irgend welchem Zusammenhang mit der jeweiligen Thätigkeit der Epithelzellen zu stehen. Genaueres hierüber kann ich nicht beibringen, weil, wie gesagt, den von mir untersuchten Larven der Stäbchensaum in allen Fällen fehlte.

Die Kerne des Epithels sind in der Längsaxe der Zelle ziemlich lang gestreckt und stehen senkrecht zur Darmaxe, dieser stets mehr genähert als der Basalmembran. Beim Uebergang des eigentlichen Epithels, soweit es bei der Verdauung thätig ist und mit dem Darm-

inhalt in Berührung kommt, in das Kryptenepithel nehmen die Kerne allmählich an Chromatingehalt zu und erhalten zugleich eine mehr rundliche Gestalt, um schliesslich in die Kerne des Kryptenfundus (*zr*) überzugehen. Als Kryptenepithel bezeichne ich die Zellen, welche den Kryptenhals in epithelialer Anordnung ausfüllen (Fig. 38 *zec*). Die Grenze zwischen ihm und dem activen Epithel liegt ungefähr an der Stelle, wo die Basalmembran, auf den Kryptenschlauch übertretend, eine einfache Beschaffenheit annimmt; denn von hier an berühren die gegenüberstehenden Zellen einander in der Regel mit ihren der Axe des Schlauchs zugewendeten Enden und schliessen den Kryptenhals vom Darmlumen ab. Das Epithel läuft also auch hier nicht, wie ich irrthümlich zuerst bei der Larve von *Hydrophilus* annahm, geschlossen über den Kryptenschlauch hinweg, sondern es setzt sich direct in das Kryptenepithel fort. Ein von letzterm umschlossener Hohlraum, wie er sich bei *Hydrophilus* nachweisen lässt und hier mit Secret erfüllt ist, kommt bei *Cybister* überhaupt nicht zu Stande, da sich die Kryptenepithelzellen in der Axe gegen einander lehnen und lückenlos zusammenschliessen. Im Fundus des Kryptenblindschlauchs verlieren die Zellen ihren epithelialen Charakter vollständig, ihr Plasma bildet eine gemeinsame Masse ohne Zellgrenzen, in welche die zahlreichen grossen, runden Kerne eingebettet liegen, welche sich durch ihren Chromatinreichthum hauptsächlich von den Epithelkernen und durch ihre kuglige Form von den stets etwas oblongen Kryptenepithelkernen unterscheiden.

Der gesammte Blindschlauch ist von einer Membran umhüllt (Fig. 38 *mbc*), welcher hier und da ein lang gestreckter, schmaler Kern anliegt. Ob es sich hier um Reste eines Plattenepithels handelt, welches ursprünglich die Hüllmembran aus sich entstehen liess, oder ob es nur secundär an die Membran angepresste Bindegewebskerne sind, lässt sich an dem vorliegenden Material nicht mehr entscheiden. Möglicher Weise ist die Hüllhaut ähnlichen Ursprungs wie die später zu erwähnende imaginale Tunica propria.

Die Kryptenschläuche durchbrechen distalwärts nie die äussere Längsmuskellage, sondern machen direct unter dieser eine mehr oder weniger rechtwinklige Biegung. Die Richtung dieser Biegung ist keineswegs constant, darum trifft man die Blindschläuche auf einem Querschnitt in der verschiedensten Weise angeschnitten und erkennt aus der Reconstruction der Schnittbilder, dass ihre Längsaxe oft in verschiedene Ebenen fällt. Bei *Hydrophilus* sehen wir die äussere Längsmuskellage überall von den Kryptenschläuchen durchbrochen, so

dass die Musculatur wie ein Netz erscheint, durch dessen Maschen hindurch sich die Kryptenhälse mit dem Darmepithel verbinden. Von dem Schizocöl werden sie demnach nur durch die structurlose, den ganzen Darm umhüllende Haut („seröse Hülle") abgeschlossen, welche bei *Cybister* entweder durchaus fehlt oder in Form eines von weiten Lücken vielfach durchbrochenen Häutchens den äussersten Längsmuskelfasern sich eng anlegt. In dieser Ausbildung fand ich sie jedoch nur ganz ausnahmsweise, und in der Regel bleiben die bindegewebigen Zellen so weit getrennt, dass es gar nicht zur Bildung einer zusammenhängenden Haut kommt. Bei *Cybister* aber gehen die Krypten nie über die innere Ringmuskellage hinaus und bleiben stets innerhalb der beiden äussern, im Vergleich mit *Hydrophilus* sehr viel mächtiger entwickelten Muskelschichten. Hier sind sie überall in das lockere Bindegewebe eingebettet, welches sich zwischen Muscularis und Darmepithel ausbreitet.

Das Mitteldarmepithel liegt einer Basalmembran auf (Fig. 38 *mb*), welche verhältnissmässig mächtig entwickelt ist und oft eigenthümliche, schwer zu deutende Structurverhältnisse aufweist. Bei geeigneter Einstellung und starker Beleuchtung kann man an günstigen Objecten 3 differente Lagen an ihr unterscheiden. Die innerste ist hyalin und von stärkerm Lichtbrechungsvermögen als die beiden äussern. Am besten lässt sie sich an Präparaten nachweisen, welche mit Pikrinsäure gefärbt sind. Die beiden äussern Schichten, welche mit Hämatoxylin und Alaunkarmin färbbar sind, unterscheiden sich schon hierdurch von der innern, welche von diesen Farbstoffen nicht tingirt wird. Die mittlere Schicht lässt fast immer eine mehr oder weniger deutliche, ziemlich grobe Querstreifung erkennen, wodurch sie sich als dunkleres, vielfach geschlängeltes Band von der ebenfalls geschlängelten innern Lage scharf abhebt. Bei tiefer Einstellung erscheint sie ebenfalls vollkommen hyalin, und eine Grenze zwischen ihr und der innern Schicht lässt sich nicht mehr erkennen. An Breite übertrifft sie die dem Epithel anliegende Lage um das Zwei- bis Dreifache. Die äusserste Lage, fast so mächtig wie die beiden andern zusammen genommen, erscheint auf Querschnitten als ein hyalines Band, in dessen Substanz eine grosse Anzahl grösserer und kleinerer Körnchen und verschieden gestalteter Partikelchen von ungleichem Lichtbrechungsvermögen eingelagert sind. Obgleich diese 3 Lagen freilich nur an sehr günstigen Objecten deutlich von einander unterschieden werden können, scheint doch die gesammte Basalmembran nicht aus 3 über einander liegenden, von einander trennbaren Schichten zusammengesetzt zu sein, sondern

stellt sich als ein einheitliches Häutchen dar, dessen Substanz in verschiedener Weise differenzirt erscheint. An etwas macerirten Schnitten hebt sich nie eine Schicht von der andern etwas ab, es kommt an keiner Stelle zu einer noch so minutiösen Continuitätstrennung, und da, wo die Basalmembran auf die Kryptenhälse übertritt, verlieren sich die differenten Schichten allmählich, d. h. sie treten als einheitliche, hyaline, zarte Membran auf die Blindschläuche über, welche so mit dem Epithel eine gemeinsame äussere Umkleidung erhalten. Hier stecken also, wie bei *Hydrophilus*, die Kryptenschläuche in Aussackungen der Basalmembran.

Ist dies das typische Verhalten, wie es die Mehrzahl der untersuchten Schnitte deutlich erkennen lässt, so sei doch darauf hingewiesen, dass die Basalmembran keineswegs immer in der hier beschriebenen eigenthümlichen Form zur Erscheinung kommt. Insbesondere habe ich an Längsschnitten niemals die 3 differenten Lagen nachweisen können, vielmehr ist meistens nur die innere hyaline Schicht und eine darunter liegende von undeutlicher Structur an solchen erkennbar. Zum Theil mag sich dieses Verhalten aus dem wechselnden Contractionszustand erklären lassen unter der Annahme, dass die Structur der äussern Lagen von einer feinen Faltung herrührt, welche hier, weil in der Schnittebene gelegen, nicht gesehen werden kann. Möglich auch, dass die äusserste als die hypothetisch älteste Lage einer allmählichen Destruction anheimfällt, für welche ihre eigenthümliche Beschaffenheit zu sprechen scheint. Allerdings muss dahingestellt bleiben, ob die Schichten der Basalmembran so entstanden sind, dass bei jeder Larvenhäutung das erneuerte Epithel eine neue Basalmembran unmittelbar auf der alten bildete, oder ob von vorn herein eine Basalmembran gebildet wird, welche im Querschnitt die beschriebene Gestalt einer vielfach gefalteten Krause zeigt. Die ausserordentlich zahlreichen kleinsten Falten erscheinen sehr geeignet, der Membran eine grosse Elasticität und Ausdehnungsfähigkeit zu verleihen. Ich will hier gleich bemerken, dass die Basalmembran im Einzelnen, bis sie abgestossen wird, ihre Gestalt mannigfach ändert, im Allgemeinen aber die charakteristische Form eines Schlauchs mit vielfach und fein gefalteten Wänden beibehält.

Die Musculatur ist sehr kräftig entwickelt und besteht aus einer comparativ schwachen innern und mächtigern äussern Ringmuskellage (*rm*). Nach aussen wird der ganze Mitteldarm von einer zwei- bis dreischichtigen, die Ringmusculatur an Mächtigkeit bedeutend übertreffenden Längsmuskelhülle umgeben. An der innern Ringmuskellage

ist die Querstreifung nur schwer nachzuweisen, und es bedarf erhöhter Aufmerksamkeit, um sie überhaupt zu erkennen. Die Fibrillen dagegen sind meist deutlich sichtbar. Die innern Ringmuskeln legen sich in der Regel der Basalmembran eng an und sind nur selten durch eine mächtigere Bindegewebsschicht von ihr getrennt. Zwischen die innern und äussern Ringmuskeln schiebt sich eine ziemlich dichte Bindegewebslage ein, neben deren verschieden gestalteten Kernen häufig vereinzelte Blutzellen angetroffen werden. Die Lückenräume zwischen den Bindegewebszellen sind in der Regel mit geronnenem Blut ausgefüllt. An der äussern Ringmuskellage tritt ebenfalls die Querstreifung sehr zurück, so dass es nicht möglich ist, die Anordnung der Scheiben genau zu beobachten. Sehr deutlich heben sich jedoch die Fibrillen von einander ab, besonders da, wo die angeschnittene Faser am Ende etwas ausgefranst ist.

Die schmalen und oft stark in die Länge gezogenen, übrigens in ihrer Gestalt wenig constanten Kerne liegen seltner central als mehr peripherisch; doch fand ich sie nie in der unter dem Sarkolemma liegenden Sarkoplasmamasse. Der den Kern umgebende Sarkoplasmahof ist nicht immer mit genügender Sicherheit nachweisbar. Ziemlich häufig findet man auf einem Querschnitt 2 Kerne getroffen, welche dann nur, durch eine schmale Plasmascheidewand getrennt, dicht neben einander oder auch in weitem Abstand von einander liegen. Im letztern Fall gewinnt man den Eindruck, als ob sich die Cohnheimschen Felder um jeden Kern als ihr besonderes Centrum in regelmässiger Weise gruppirten und als seien 2 Primitivfasern mit einander secundär zu einer Faser verschmolzen. Um eine enge Apposition zweier verschiedener Fasern handelt es sich nicht, weil ein einheitliches Sarkolemma die ganze Faser umgiebt.

Mit grosser Deutlichkeit lässt sich an den Ringmuskeln die das ganze Bündel umhüllende Sarkoplasmaschicht erkennen, insbesondere im Zustand der Contraction. Hier bildet sie die eigenthümliche zackige Grenze des Längsschnittbildes (Fig. 38 *rm*), welche sich aus der Faltung der Sarkoplasmaschicht ergiebt, während die Fibrillen sich verkürzen. Im Bereich dieser Falten ist keine Spur von Streifung zu erkennen. An ihrer Aussengrenze markirt sich deutlich das Sarkolemma, welches der Sarkoplasmahülle ihre Resistenz verleiht und sie bei der Contraction zur Faltenbildung zwingt. Es handelt sich hier um die von Kölliker (Handb. d. Gewebelehre des Menschen, 6. Aufl., V. 1, p. 366), G. Retzius und Rollett zuerst nachgewiesene, für die typischen Arthropodenmuskeln charakteristische Sarkoplasmalage, welcher das Sarkolemma direct aufliegt.

Auf Schnittbildern erkennt man deutlich die Cohnheim'schen Felder in der gewöhnlichen Anordnung und die ziemlich mächtige Zwischensubstanz. Bemerkenswerth ist die deutliche Verschiedenheit der beiden Ringmuskellagen gegenüber der Längsmuskelschicht. Die Querschnitte dieser Fasern, welche von innen nach aussen eine zwei- bis dreifache Lage bilden, haben stets einen kleinern Durchmesser als die der Ringfasern. Während nun dort die Muskelsäulchen eine mehr rundliche Gestalt zeigten, sehen wir sie hier als die bekannten bandförmigen Säulchen auftreten, welche sich an mit Pikrinsäure gefärbten und ungefärbten Präparaten insbesondere an der Peripherie mit grosser Deutlichkeit erkennen lassen. An Längsschnitten tritt die Längsstreifung stets deutlich hervor, gleichzeitig lässt sich aber auch überall die Querstreifung sehr viel deutlicher erkennen als bei den Ringmuskeln. Sie zeigt relativ einfache Verhältnisse, indem immer eine schmalere dunkle Partie mit einer breitern hellen alternirt. Zwischen den Fibrillen erkennt man deutlich die Zwischensubstanz. Die lang gestreckten, im Querschnitt rundlich-polygonalen Kerne liegen fast durchweg central. Bemerkt sei noch, dass man weder an Quer- noch Längsschnitten die peripherische Sarkoplasmahülle mit solcher Deutlichkeit erkennen kann, wie es namentlich an den Längsschnitten der Ringmuskeln möglich ist. Auf den Querschnitten erkennt man an der Stelle, wo sonst der Kern zu liegen pflegt, also im Centrum, eine hyaline Partie, welche bei schwacher Vergrösserung als ein axialer Hohlraum erscheint, dessen Umgrenzung wechselt. Am weitesten erscheint dieser Hohlraum in der Nähe des Kerns und nimmt mit der Entfernung von diesem bis zu einem kleinen, hellen, runden Pünktchen ab, um sich dann auf dem Wege bis zum nächsten Kern wieder zu erweitern und häufig 3—4 schmale Fortsätze nach der Peripherie auszusenden. In der Umgebung der Kerne ist er nur gelegentlich und, wie mir scheint, mit Sicherheit nur da nachzuweisen, wo sich der Kern an seinen Enden verschmälert. Hier zeigt er sich in Gestalt eines schmalen, ringförmigen Hofes. Die Beobachtung mit stärkern Vergrösserungen lehrt, dass es sich hier nicht um einen Hohlraum handelt, sondern um eine helle, mit Pikrinsäure färbbare Substanz, an welcher ich weder Körnchen noch sonst eine bestimmte Structur erkennen kann. Reconstruirt man die Schnittbilder, so ergiebt sich, dass die Muskelfaser in ihrer Axe frei ist von Fibrillen und von einem hyalinen, allmählich an- und abschwellenden Plasmastrang durchzogen ist, in dessen Knotenpunkten je ein Kern liegt. Dieser Strang steht mit dem Sarkoplasma in directem Zusammenhang und stellt nur einen

Theil desselben dar. Bei einer genauern Untersuchung dieser Verhältnisse ergab sich jedoch, dass die einzelnen Fasern ein ziemlich wechselndes Verhalten zeigen. Zuweilen ist es nicht möglich, auch nur eine Spur des axialen Strangs aufzufinden, welcher, wenn auch möglicher Weise vorhanden, sich doch der Beobachtung entzieht. In andern Fällen liegt der Sarkoplasmastrang in Form eines im Querschnitt länglichen Spalts mehr der Peripherie genähert; ja, gelegentlich fand ich den Kern neben der hyalinen Plasmapartie und von ihr durch Fibrillen getrennt. Im Allgemeinen lässt sich nur so viel behaupten, dass häufig in der Axe eine stärkere Ansammlung von hyalinem Sarkoplasma stattfindet, in welcher in der Regel die Kerne liegen.

Die Neubildung des Mitteldarmepithels.

Der Beschreibung der Vorgänge während der Neubildung des Mitteldarmepithels lege ich folgende Stadien zu Grunde:

1. Stadium: Abstossung des Larvenepithels (Fig. 39).

Das Volumen des Darms nimmt nach vollständiger Entleerung von allem Darminhalt wahrscheinlich in Folge starker Muskelcontraction erheblich ab. Die Längsfalten des Epithels (Fig. 39 *eml*) werden gegen einander gepresst, ihre Zellen unter Schwund der Zellgrenzen verschoben und die epitheliale Anordnung zerstört. Die Kryptenhalszellen (*zec*) bleiben zunächst unbeeinflusst und lassen eine unveränderte Anordnung und deutliche Zellgrenzen erkennen. Die Kerne des alten Epithels runden sich ab und unterscheiden sich von denen des benachbarten Kryptenepithels durch den geringern Chromatingehalt. Die Kryptenschläuche beginnen unter Verlust ihrer winkligen Biegung sich mehr und mehr in die Länge zu strecken, wobei sie sich mit ihren Mündungen voran centripetal verschieben. Indem hierdurch der Zwischenraum zwischen den benachbarten Kryptenmündungen immer stärker eingeengt wird, weicht das alte Epithel, gleichzeitig von der Basalmembran unter dem Muskeldruck von aussen her gepresst, nach dem Darmlumen zu so lange aus, bis überall eine Berührung der benachbarten Kryptenepithelien erzielt ist, welche sich zu einer zusammenhängenden Schicht nach aussen von dem alten Epithel zusammenschliessen. Dabei sehen wir das gesammte Epithel einschliesslich der Krypten sich von der Basalmembran entfernen, welche, in ausserordentlich zahlreiche kleinste Falten gelegt, die ursprünglich gröbere Faltung des Epithels wiederholt und ihre enge Apposition an die Muscularis beibehält. Hiermit ist der Uebergang zum 2. Stadium er-

reicht, indem das alte Epithel provisorisch ersetzt und nach innen, also aus dem epithelialen Verband der Darmwand heraus gedrängt worden ist.

2. Stadium: Bildung des provisorischen Epithels (Fig. 40).

Indem die Muskelcontraction nachlässt und der Mitteldarm seine ursprüngliche Ausdehnung wiedergewinnt, erfolgt die eigentliche Abhebung des alten Epithels (*eml*). Das provisorische neue Epithel (*epr*) liegt mit Ausnahme einiger Partien des Fundus der Regenerationskrypten der Basalmembran eng an. Während es sich auf diese zurückzieht, reisst sich das alte Epithel mit Ausnahme einiger zwischen den engen Faltenzwischenräumen festgehaltener Theile von jenem los und bleibt im Lumen des Darms liegen. Seine Kerne werden allmählich kleiner, ihr Chromatin ballt sich unter Beibehaltung seiner Färbbarkeit zu wenigen grössern und schliesslich zu einem meist central gelegenen sphärischen Klumpen zusammen. Dieser löst sich dann zu einer homogenen Masse auf, welche den ganzen Kern erfüllt, so dass dieser sich vollständig färbt und keine discreten Chromatinpartikelchen mehr erkennen lässt. Er ist durch alle Stadien der Chromatolyse zu der bekannten Tröpfchenform gelangt. Auf diesem Stadium sind noch alle Kernreste des alten Epithels färbbar. Sie liegen in eine gemeinsame Plasmamasse eingebettet, deren dichtere, von Pikrinsäure intensiv gelb gefärbte Bestandtheile von hyalinen Strängen unregelmässig durchzogen sind und mit körneliger, blass färbbarer Substanz abwechseln.

Das provisorische Epithel (*epr*) überzieht die Basalmembran in engen und ziemlich starken Falten, und es ist auffallend, wie reich und regelmässig die Längsfaltenbildung gegenüber dem thätigen Mitteldarm (Fig. 38) erscheint. Die Kryptenschläuche haben sich durchweg fast ganz gestreckt, und ihre Wände sind es jetzt, welche die Längsfalten bilden. Das provisorische Epithel (= Kryptenhalsepithel) zeigt deutliche, in allen Präparaten überaus scharf hervortretende Zellgrenzen, welche sich nur da etwas verwischen, wo das frühere Kryptenhalsepithel, welches jetzt das abgestossene Larvenepithel provisorisch ersetzt, an die Zellen angrenzt, welche nun allmählich aus der gemeinsamen Masse der Regenerationszellen (*zr*) heraustreten und, zwischen das provisorische Epithel und die „Imaginalinseln“ sich einschiebend, ein neues Kryptenhalsepithel formiren. Der Unterschied zwischen den Kernen, welche aus dem Kryptenfundus stammen, und den frühern

Kryptenepithelkernen, welche jetzt das provisorische Epithel bilden, ist zwar deutlich zu erkennen, verwischt sich aber an den Grenzen zwischen beiden Zellarten mehr und mehr. Er besteht darin, dass die an der innern Circumferenz der Epithelfalten gelegenen Zellen ovale, in geringem Maasse stärker gefärbte Kerne besitzen, während die Kerne des definitiven jungen Puppenepithels, welche aus den Regenerationsherden des larvalen Darms stammen, sphärisch und etwas blasser erscheinen.

3. Stadium: Abstossung des provisorischen Epithels.

Das 3. Stadium ist in so fern sehr merkwürdig, als es den Vorgang der Abstossung des Epithels in ganz ähnlicher Weise wiederholt, wie wir ihn soeben kennen gelernt haben. Nur wird hier an Stelle des ursprünglich thätigen Epithels das frühere Kryptenhalsepithel nachträglich ebenfalls abgestossen, welches in mancher Hinsicht interessant ist, sofern es eine Mittelstufe zwischen den Regenerationszellen und dem thätigen Mitteldarmepithel einnimmt. Ich komme später noch einmal hierauf zurück.

Der Vorgang der Abstossung ist kurz folgender: Wie es den Anschein hat, unter dem Einfluss nochmaliger, wenngleich weniger starker Muskelcontraction, rücken die Krypten, deren Wände jetzt das Material für die provisorischen Längsfalten des Darms der Hauptmasse nach liefern, centripetal vor. Da jedoch jetzt der Darm nicht mehr leer, sondern mit den Resten des alten Epithels zum Theil angefüllt ist, setzt dieses der weitern Contraction einen Widerstand entgegen, welcher dahin führt, dass die proximalen Faltenränder in der Druckrichtung (von innen nach aussen) zusammengepresst werden und sich dem zu Folge senkrecht zur Druckrichtung abplatten und ausbreiten, also, dem Druck nachgebend, dahin ausweichen, wo zwischen den innern Faltenrändern freier Raum übrig geblieben ist. Die Einleitung zu diesem Vorgang sehen wir in Fig. 41 dargestellt. Seine schliessliche Folge ist, dass sich die distalen Ränder der provisorischen Epithelfalten gegen das Darmlumen zu fast vollständig schliessen, so dass zwischen den Faltenräumen und dem Darmlumen keine Communication mehr besteht. Das Kryptenhalsepithel (*epr*), d. h. ein grosser Theil der Falten des provisorischen Epithels, schliesst sich als ein hier und da durchbrochener Schlauch um das zusammengeballte, in der Auflösung begriffene Epithel, welches als solider centraler Längsstrang im Darmlumen liegt. Aussen grenzen seine Wände an das sich nun bildende Puppenepithel, dessen Zellen an den innern Faltenzipfeln in Folge der

Verlagerung des provisorischen Epithels unmittelbar an einander stossen und so den früher von dem provisorischen Epithel eingenommenen Platz occupirt haben und ein zusammenhängendes Epithel bilden. Während dieser Vorgänge hebt sich die Basalmembran nirgends von dem ihr aufliegenden Zellenstratum ab.

Die schon im 3. Stadium schwach hervortretende Verschiedenheit der Kerne des provisorischen Epithels und der vorrückenden Regenerationszellen markirt sich hier äusserst scharf, so dass eine Verwechslung beider ganz unmöglich geworden ist. Ich hoffe, dass es mir gelungen ist, ihn in der Fig. 41 objectiv genug wiederzugeben. An gefärbten Präparaten tritt er noch schärfer hervor, als es in der Figur zum Ausdruck gebracht werden konnte, besonders nach Anwendung der schon erwähnten Dreifachfärbung. Die Regenerationskerne, welche den Kryptenfundus verlassen haben, erscheinen theils noch parallel zur Peripherie des Darms gestreckt, theils stehen die Zellen senkrecht zur Längsaxe der Falten und lassen sehr scharfe Zellgrenzen erkennen. Die Färbung ihres Plasmas hält zwischen blass röthlich und gelb (Säurefuchsin + Pikrinsäure) die Mitte. Die Kerne heben sich mit deutlicher dunkler Umgrenzung aus dem umgebenden Plasma heraus. Sie erscheinen comparativ arm an Chromatin, dessen Körnchen von verschiedener Grösse sich mit Vorliebe peripherisch anordnen und den centralen Kernraum für die fast ungefärbte Substanz frei lassen. Das Chromatin hat die nach ausschliesslicher Anwendung von Hämatoxylin gewöhnliche Färbung. Von diesen Kernen unterscheiden sich schon auf den ersten Blick die verfallenden Kerne des Kryptenhalsepithels, d. h. der in der Abstossung begriffenen proximalen Bestandtheile des provisorischen Mitteldarmepithels durch ihre mehr oder minder sphärische Gestalt, ihre geringere Grösse und dunklere Färbung. Die Anzahl der verhältnissmässig grossen und unregelmässig im Kern vertheilten Chromatinkörnchen kommt selten über 6 hinaus. Meist ist ihre Anzahl jedoch geringer, und zwar sind um so weniger Chromatinkörnchen in einem Kern anzutreffen, je mehr dessen Auflösung vorgeschritten ist. Hand in Hand hiermit nimmt die blaue Färbung (Hämatoxylin) mehr und mehr einen röthlichen Ton an, und der bei den frischen Kernen unfärbbare Kerninhalt nimmt um so mehr Säurefuchsin auf, je weiter die Auflösung des ganzen Kerninhalts vorschreitet.

Werfen wir nun noch einen Blick auf das central gelegene alte Mitteldarmepithel, dessen Auflösung langsame Fortschritte macht. Auf dem vorigen Stadium sahen wir seine Kerne in Gestalt stark ge-

färbter Tröpfchen im Plasma liegen. Ihre Färbung ist jetzt durchaus roth (Säurefuchsin) und verwandelt sich bei hoher Einstellung in die Complementärfarbe. In dem Kerninhalt tritt hier und da je eine Vacuole auf, welche die färbbare Kernsubstanz mehr und mehr verdrängt, d. h. der Kerninhalt erleidet eine weitere chemische Zersetzung, deren Product, die Vacuole, nicht mehr oder doch nur in sehr geringem Maasse Farbstoff aufnimmt. Die zusammengeballte Masse des umgebenden Plasmas, welche sich nur wenig durch etwas mehr ins Röthliche spielende Färbung von dem Plasma des neuen Epithels unterscheidet, lässt hier und da in ihrem Innern Contouren erkennen, welche als die letzten Reste der aufgelösten Kerne gedeutet werden können; denn nicht selten findet sich in ihrer Mitte noch ein kleines Körnchen gefärbter Substanz. Von diesem Auflösungszustand aus rückwärts gehend, kann man Kerne finden, deren gefärbter Inhalt von einem schmalen hellen Hof umgeben ist, und von diesen bis zu jenen, bei welchen die Substanz dieses Hofes in Gestalt einer Vacuole auftritt, ist nur noch ein Schritt. Es scheint demnach die Auflösung so vor sich zu gehen, dass, während die Grenzpartien des Kerns erhalten bleiben, zunächst im Innern des stark gefärbten Tröpfchens eine Vacuole des veränderten, nicht mehr färbbaren Kerninhalts auftritt, welche später, beständig zunehmend, unter entsprechender Abnahme der färbbaren Substanz diese letztere umfliesst, welche, nun central gelegen, bis auf die letzten Reste verschwindet. Schliesslich bleiben nur noch die Contouren des ehemaligen Kerns übrig, welche dessen aufgelöste, schwach gefärbte Substanz in sich fassen.

4. Stadium: Entwicklung des Puppenepithels während der Larvenperiode.

Im 3. Stadium war die Trennung des provisorischen von dem definitiven Puppenepithel so weit vorgeschritten, dass ersteres als mehr oder minder zusammenhängender Schlauch das alte Epithel von dem neu sich bildenden abschloss. Die epitheliale Anordnung ging hierbei unter gleichzeitigem Verschwinden der Zellgrenzen verloren, so dass die Kerne, welche nunmehr ebenfalls schon deutliche Spuren des Verfalls zeigen, regellos in der zusammengeballten Plasmamasse ihrer Zellen liegen. Es tritt nun eine Erweiterung des Darms ein, ganz der analog, welche wir nach der Abstossung des alten larvalen Epithels beobachtet haben. Während die jungen Epithelfalten centrifugal zurückweichen, zerreisst der Schlauch des provisorischen Epithels und liegt nun in Form grösserer und kleinerer Schollen an den innern

Rändern des regenerirten Epithels oder bleibt auch zum Theil an dem axialen Strang, dem Rest des alten Epithels, haften. Bei dem Zurückweichen des jungen Epithels treten die Faltenzwischenräume mit dem Darmlumen wieder in weite Communication.

Bestand das von mir als provisorisches Epithel bezeichnete Zellenstratum, soweit es abgestossen wurde, aus den ursprünglichen Kryptenhalszellen des Larvendarms, so betheiligen sich an dessen Aufbau doch schon vom 2. Stadium an in immer wachsender Anzahl Zellen des Kryptenfundus, welche, aus diesem herausgelangt, sich epithelial anordnen und sich den Kryptenhalszellen unmittelbar anlagern. Die distale Partie des provisorischen Epithels erhält sich also und wird, nachdem die ursprünglichen Kryptenhalszellen des Larvendarms abgestossen worden sind, zu den proximalen Faltenwänden des jungen Puppenepithels, während die distalen Partien der Falten von den noch im 3. Stadium im Kryptenfundus zusammengedrängten Zellen gebildet werden. Diese gewinnen erst jetzt, nachdem auch die Kryptenhalszellen dem Untergang anheim gefallen sind, Raum und Gelegenheit, sich epithelial anzuordnen und einschichtig auszubreiten.

Es liegt in der Beobachtung der Vorgänge bis zu dieser Entwicklungsstufe kein Moment, welches darauf schliessen liesse, dass das neue Epithel gebildet werde, indem die Regenerationskerne sich lebhaft theilen und so das erforderliche Material liefern. Ich bin vielmehr zu der Ansicht gekommen, dass Kerntheilungen seit dem Beginn der Regenerationsvorgänge nicht mehr stattgefunden haben, und glaube nicht fehlzugreifen, wenn ich die Anschauung vertrete, dass schon einige Zeit vor dem Beginn der Neubildungserscheinungen die Bildung der definitiven Epithelkerne abgeschlossen war. Die Anzahl der Krypten ist so gross, dass das in ihnen aufgespeicherte Kernmaterial als vollkommen ausreichend angesehen werden kann, ohne weitere Zunahme der Kernanzahl das gesammte neue Epithel zu liefern, wie es uns in der Fig. 42 entgegentritt. Dabei gelingt es in einer grössern Anzahl von Kryptenschläuchen zunächst noch nicht allen Zellen, aus dem Kryptenfundus herauszutreten, und auf diesem Grenzstadium zwischen Larve und Puppe findet man stets noch hier und da auf Schnitten in dem Kryptenfundus grössere oder kleinere Kernhäufchen als Rückstände des Regenerationsmaterials. Es handelt sich also bei der Neubildung des Epithels nur darum, dass die Kerne der Krypten sich ohne Vermehrung, einfach der Basalmembran folgend, ausbreiten.

Die Kerne des jungen Epithels zeigen auf diesem Stadium wieder ein verändertes Aussehen. Die Zellen, deren Grenzen nicht mehr so

deutlich hervortreten wie früher, haben sich durchweg mit ihrer längsten Axe senkrecht zur Oberfläche eingestellt und zeigen die Gestalt hoher sechsseitiger Prismen. Die Kerne haben sich mehr abgerundet und sind nur in den distalen Häufchen oft mehr gestreckt. Diese Formveränderung dürfte lediglich auf die herrschenden Druckverhältnisse zurückzuführen sein. Im 3. Stadium (Fig. 41) sehen wir die Kerne sich, der Druckrichtung nachgebend, derart in die Länge strecken, dass ihre längste Axe senkrecht zu jener steht. Beim Nachlassen dieses Drucks, welches das Zerreissen des abgestossenen Epithelschlauchs zur Folge hat und den jungen Epithelzellen gestattet, sich überall senkrecht zur Innenfläche des Darms einzustellen, nehmen auch die Kerne ihre runde Gestalt wieder an. Nur wo die Zellen des ursprünglichen Kryptenfundus in dem Bestreben, sich auszubreiten und ein einschichtiges Epithel zu bilden, den Gegendruck des bereits gebildeten Epithels zu überwinden haben, behalten sie die Längsstreckung bei. Die Chromatinkörnchen haben die Tendenz, sich peripherisch anzuordnen, verloren und vertheilen sich über den ganzen Kerninhalt, dessen achromatische Bestandtheile in geringem Grade Farbstoff (Boraxkarmin) aufnehmen.

Der Verfall der Kryptenhalszellen und die Auflösung ihrer Kerne bedarf keiner detaillirten Darstellung mehr, da er genau denselben Verlauf nimmt, welchen wir an den Zellen des alten Epithels kennen gelernt haben. Der Unterschied zwischen den Kernen des alten Epithels, der frühern Kryptenhalszellen (*epr*) und des jungen Puppenepithels (*ep*) ist aus der Fig. 42 ersichtlich.

Das 4. Stadium der Abstossung des Epithels und seiner Neubildung fällt in die Zeit, in welcher sich die Larve anschickt, die alte Haut abzustreifen und als Puppe zum Vorschein zu kommen. Die Fig. 42 ist einem Object entnommen, welches gerade den die Häutung einleitenden Riss der Larvenhaut an der Dorsalseite des Thorax zeigte.

Bevor ich zur Darstellung des weitern Schicksals des Puppenepithels übergehe, habe ich noch einiges über die Regenerationszellen nachzutragen, welche wir eine wichtige Rolle während der bisher verfolgten Vorgänge spielen sahen.

Wie bei *Hydrophilus* sehen wir auch bei *Cybister* die Kryptenschläuche in ihrem blinden Ende das gesammte Material enthalten, aus welchem sich das Epithel des neuen Mitteldarms aufbaut. In ihrem Bau stimmen die Krypten bei *Hydrophilus* und *Cybister* im Wesentlichen überein, d. h. bei beiden setzt sich das larvale Mittel-

darmepithel unmittelbar in das des Kryptenhalses fort und liegen die Epithelmutterzellen, eng zusammengedrängt, in der Tiefe der Schläuche. Ein Unterschied ergiebt sich jedoch aus der Anzahl der Blindschläuche, welche bei *Cybister* weit grösser ist als bei *Hydrophilus*. Von dieser grössern Anzahl sowohl als auch von der Lage der Krypten zur Muscularis des Darms hängt ein für die Beurtheilung des Kryptenhalsepithels bedeutsamer Umstand ab. Bei *Hydrophilus* sehen wir die Kryptenschläuche das Muskelnetz durchbrechen und an einer beliebigen Volumenvergrösserung nur durch die Elasticitätsgrenze der sie umhüllenden Membran gehindert. In Folge dessen haben die Kryptenhalszellen einen gewissen Spielraum, welcher ihnen Gelegenheit giebt, ihrer Tendenz, Epithelzellen zu werden, bis zu einem gewissen Grade zu folgen. Sie thun dies, indem sie einmal epitheliale Anordnung annehmen und ferner in beschränktem Maasse secerniren, also morphologisch und physiologisch nicht sehr bedeutend hinter den Zellen des thätigen Epithels zurückzubleiben gezwungen sind. Wahrscheinlich gelangt dieses Secret wenigstens theilweise sogar in das Darmlumen, sobald sich die allerdings meistens geschlossenen Communicationsöffnungen zwischen dem Darmlumen und den Hohlräumen der Kryptenschläuche, dem Druck des sich vielleicht unter dem Reiz der im Darm befindlichen Nahrung in erhöhtem Maasse ansammelnden Secrets nachgebend, öffnen. Morphologisch unterscheiden sich hier die Kryptenhalszellen von den bis zum Endpunkt ihrer Differenzirung gelangten thätigen Epithelzellen nur durch das Fehlen des Stäbchensaums. — Sehen wir uns dagegen die Kryptenhalszellen von *Cybister* genauer an, so finden wir, dass sie hinter denen von *Hydrophilus* in der Entwicklung noch um eine Stufe zurückbleiben. Bedingt erscheint dieses frühere Stehenbleiben durch den Raum, welcher den Kryptenhalszellen hier zur Verfügung steht. Da die Kryptenschläuche durchaus innerhalb der Musculatur liegen und diese nach aussen nirgends durchbrechen, finden sie bei ihrer grossen Anzahl nur einen recht spärlichen Raum zu ihrer Verfügung und sind einem wenigstens bei der Peristaltik periodisch wiederkehrenden Druck ausgesetzt. Dieser bewirkt, dass die Wände der Kryptenhälse ihrer ganzen Ausdehnung nach eng gegen einander gepresst sind und somit von einem Kryptenlumen hier gar keine Rede sein kann, die Zellen des Halses also auch keine Gelegenheit und nicht einmal die Möglichkeit haben, Secrete auszuscheiden. In so fern bleiben sie in der angestrebten Entwicklung zu thätigen Epithelzellen bereits stehen, bevor sie noch physiologisch sich als solche haben bethätigen können. Das morphologische Unterschei-

dungsmittel des Stäbchensaums fällt hier weg, doch ist die etwas modificirte innere Grenzschicht, welche am Mitteldarmepithel nachgewiesen wurde, an den Kryptenhalszellen nirgends erkennbar.

Wir sehen also die Kryptenhalszellen bei *Cybister* auf einer Stufe stehen bleiben, welche sich der der Regenerationszellen ziemlich eng anschliesst, d. h. sich wenig über sie erhebt, hinter dem schliesslich zu erreichenden Ziel aber weit zurückbleibt. Hieraus wird es bis zu einem gewissen Grad verständlich, warum die Kryptenhalszellen nicht gleichzeitig mit dem alten Larvenepithel abgestossen werden. Sie sind noch nicht senil genug, um dem Untergang anheim zu fallen. Da sie während ihrer bisherigen Lebensdauer keine Thätigkeit entfalten konnten, beweisen sie ihre Lebensfrische dadurch, dass sie eine Zeit lang als selbständiges Epithel bestehen und als solches vielleicht auch auf den derzeitigen Darminhalt, das abgestossene Epithel, einwirken, indem sie verdauende Stoffe secerniren. Damit ist ihre Lebensenergie sehr bald erschöpft, und sie erliegen dem Andrang der jugendfrischen Regenerationszellen, welche aus ihrem Indifferenzzustand heraustreten und nun ihrerseits ein kräftiges Epithel liefern. Dass auch dieses nur ein nach wenigen Tagen zählendes Dasein hat, werden wir im Folgenden noch erkennen.

5. Stadium: Die Ausbildung des Puppenepithels während der Puppenperiode.

Das folgende Stadium fällt in die ersten Tage der Puppenperiode und hat zum Endresultat die vollständige Ausbildung eines wohl entwickelten Puppenepithels, welches weder dem larvalen noch auch dem imaginalen Mitteldarmepithel gleicht.

Bei einer 24 Stunden alten Puppe finden wir den Mitteldarm in folgendem Zustand: Das Epithel bildet starke Falten, welche ziemlich unregelmässig erscheinen. Nach dem Darmlumen zu ist es durch eine deutliche zarte Intima begrenzt, in welche die scharf markirten Zellgrenzen übergehen. Die Intima wird also von den zusammenschliessenden innern Zellwänden gebildet und stellt keine von jenen verschiedene Differenzirung des Zellplasmas dar. Aussen ruhen die Epithelzellen auf der noch wohl erhaltenen Basalmembran, welche durch ihre gelbe oder röthliche Färbung sich deutlich nachweisen lässt. Die feinere Structur der Basalmembran erleidet zwar, falls die Unterschiede nicht zum Theil auf Rechnung individueller Eigenthümlichkeiten fallen, während der Umbildung manche Veränderungen, behält aber im Allgemeinen die Form einer in zahlreiche kleinste Falten gelegten Haut

bei. Diejenigen Partien, welche als dünn- und glattwandige Säckchen die Hüllen der Regenerationszellen bilden, bleiben unverändert.

Die durch äusserst scharfe Grenzen von einander getrennten Zellen der Darmwand sind hoch cylindrisch und, von localen Störungen ihrer Lagerung, welche sich später ausgleichen, abgesehen, einschichtig angeordnet. Wo die Aussenfalten sich in den Kryptenfundus fortsetzen, sind die Faltenwände so eng gegen einander gepresst, dass die Zellen des Kryptenfundus durchaus von dem Darmlumen getrennt liegen. Der Rest der larvalen Kryptenzellen, soweit sie sich nicht zur Bildung des Puppenepithels auf der Basalmembran ausgebreitet haben, behält unter Vermehrung seiner Kerne auf karyokinetischem Wege eine Farbstoffreaction bei, durch welche sich die Regenerationskerne von den Kernen des Puppenepithels deutlich unterscheiden. Diese verschiedenen Färbungen gehen an den Grenzen von Kryptenzellen und Puppenepithel in einander über. Der Unterschied besteht vornehmlich darin, dass die Regenerationskerne stärker gefärbt sind und überhaupt keine ungefärbten Bestandtheile erkennen lassen. Ein oder zwei etwas different gefärbte und grössere Chromatinklümpchen (Paranuclein?), lassen sich in ihnen stets nachweisen. Die kleinen Nucleinpartikelchen sind zahlreicher als in den Kernen des Epithels, welche zwar die grössern Schollen ebenfalls noch besitzen, deren achromatische Substanz aber blass oder gar nicht gefärbt erscheint. Alle Kerne sind rund oder nur wenig oblong. Das Plasma, in welchem die Epithelmutterzellen liegen, erscheint dicht und dunkler gefärbt (Säurefuchsin) als das des Puppenepithels, welches eine fädig-vacuoläre Structur besitzt. Die Kryptenzellen liegen mit der Basis der benachbarten Epithelfalten auf gleicher Höhe, drängen also die einwärts an sie angrenzende Faltenbasis um das Maass ihrer eigenen Ausdehnung einwärts. Die langsame karyokinetische Vermehrung innerhalb der Imaginalinseln dauert fort. Indem sich nun einzelne Zellen aus den Häufchen lösen und unter Verlust ihrer starken Färbbarkeit einen ausgedehnten Plasmahof erhalten, drängen sie, weil die Epithelzellen sie zwischen sich nicht mehr aufnehmen und die Epithellage ihrem Druck nur so lange nachgiebt, bis seine früher tiefen Falten mehr oder weniger ausgeglichen sind, die imaginalen Zellhäufchen nach aussen. Diese spannen also das sie umgebende und mit der Basalmembran noch fest verbundene Hüllhäutchen wieder straffer an und wölben es nach aussen über die eigentliche Basalmembran hinaus vor. Die zwischen den Imaginalinseln und dem Puppenepithel innerhalb der Kryptenhüllen gelegenen blassen

Zellen (Fig. 43 *az*) sind den Kryptenhalszellen der Larve zu vergleichen und gelangen nie zur Function.

Am 2. Tage der Puppenperiode sehen wir das Lumen des Mitteldarms sich in der Mitte am stärksten erweitern, während am vordern und hintern Ende kaum eine merkliche Veränderung in dieser Richtung eintritt. So gewinnt der ganze Mitteldarm die Gestalt eines in der Mitte aufgetriebenen, nach beiden Enden allmählich enger werdenden Schlauchs und erinnert hierdurch schon an seine künftige imaginale Gestalt, welche bei der Larve noch nicht angedeutet ist. Dieser Ausdehnung entsprechend rücken die Imaginalinseln weiter aus einander, die Falten der Darmwand werden flacher und gleichen sich in der mittlern Partie ganz aus. Für die Abbildung (Fig. 43) habe ich einen Schnitt gewählt, welcher ungefähr in der Mitte zwischen der stärksten und der geringsten Faltenhöhe des Epithels liegt.

Histologisch zeigt die Darmwand noch denselben Charakter wie bei der 24 Stunden alten Puppe, nur haben die Epithelzellen an ihrer Wand einen noch sehr zarten Stäbchensaum erhalten, welcher durch seine violette Färbung besonders deutlich hervortritt. Die Basalmembran hat, der Ausdehnung nachgebend, ebenfalls ihre Falten verloren, behält aber ihre eigenthümliche halskrausenartige Gestalt bei. Wo sie als zartes, glattes Häutchen auf die Aussenseite der Imaginalinseln übertritt, bleibt eine kleine, wie es scheint, sich nie vollständig schliessende Oeffnung übrig, durch welche der Inhalt der Kryptenhülle mit der Basis der Epithelzellen in Zusammenhang bleibt durch Vermittlung der abortirten Regenerationszellen (*az*). Durch die Ränder der krausenförmigen Basalmembran wird jedoch jedes Kryptensäckchen an der Zusammenhangsstelle stark eingeschnürt. Eigentliche Kryptenhälse mit epithelial angeordneten Zellen fehlen also dem Puppenepithel, wenn auch leicht einzusehen ist, dass diese sich aus den Zellen *az* bilden würden, wenn ihnen nicht der kurze Bestand des Puppenepithels die Möglichkeit hierzu abschnitte.

Bei der 3 Tage alten Puppe (manchmal auch schon am 2. Tage) ist das Mitteldarmepithel voll entwickelt (Fig. 44). Die Epithelfalten sind zahlreich, ziemlich regelmässig, von relativ geringer Höhe und stehen so dicht gedrängt, dass häufig die kurzen Faltenzwischenräume durch gegenseitige enge Apposition zum Verschwinden gebracht werden. Die Falten werden dann nur noch durch die Lagerung der Kerne als solche angedeutet. Die ganze innere Wand, soweit sie frei gegen das Lumen vorliegt, ist mit einem wohl entwickelten Stäbchensaum bekleidet. Die Stäbchen färben sich bei Anwendung der Van Gieson'schen

Färbung violett. Bei starker Vergrösserung erkennt man, dass jede Epithelzelle convex gegen das Lumen sich vorwölbt und dass jede dieser convexen Flächen mit einem dichten Härchensaum oder Stäbchenschopf besetzt ist. Die einzelnen Stäbchen divergiren der Wölbung ihrer Insertionsfläche entsprechend (Fig. 44 *st*).

Die Epithelzellen sind stark in die Länge gestreckt, und ihre dicht bei einander liegenden Grenzen geben ihnen ein feinstreifiges Aussehen. Ihr Plasma enthält feine Granula und zeigt mehr Affinität zu Pikrinsäure als zu Säurefuchsin. Die runden oder elliptischen Kerne enthalten eine geringe Anzahl von Chromatinkörnchen und lassen häufig auch noch grössere (Paranuclein-)Klümpchen erkennen. Die achromatische Substanz nimmt wenig Säurefuchsin auf.

Die Imaginalinseln zeigen überall die Tendenz sich auszubreiten. Nur an einer beschränkten Stelle in jedem Kryptensäckchen findet man noch ein Häufchen dicht gedrängter Regenerationskerne in einer spärlichen gemeinsamen Plasmamasse. Ein grosser Theil der frühern Kryptenzellen liegt jetzt zwischen dem Puppenepithel und der wohl erhaltenen Basalmembran, welche der Faltung des Epithels nicht folgt. An den Stellen, wo die Kryptensäckchen die Basalmembran, d. h. deren zur Umhüllung der Imaginalzellen und ihrer Derivate dienenden glatten Theil divertikelartig ausstülpen, erscheint die Basalmembran in ihrer Continuität unterbrochen. Die zarten Divertikel aber bleiben vollständig erhalten, so dass alle Bestandtheile des Epithels innerhalb der Basalmembran bleiben und durch sie von den umgebenden Geweben scharf getrennt werden. Die Kerne der Regenerationszellen sind in der Regel kugelrund und grösser als die des Puppenepithels, von welchen sie sich übrigens durch dieselben Merkmale unterscheiden wie auf dem vorigen Stadium.

Bei der 2 Tage alten Puppe sahen wir die Häufchen in den Kryptensäckchen noch aus einer ziemlich grossen Anzahl von Regenerationszellen gebildet, während die Abortivzellen (*az*) erst eben sich zu bilden begonnen haben und ihrer Anzahl nach hinter den Regenerationszellen weit zurückbleiben (Fig. 43). Indem nun immer mehr Kerne sich aus dem Verband der Imaginalinseln lösen und unter Verlust der starken Färbbarkeit sich mit einem lockern ausgedehnten Plasmahof umgeben, welcher nur schwach mit Pikrinsäure färbbar ist, erlangen diese Abortivzellen ein sehr beträchtliches Uebergewicht über die Regenerationszellen, deren Vermehrung jetzt scheinbar ganz aufgehört hat. Die natürliche Folge der Zunahme und des Wachsthums der Abortivzellen ist, dass sie sehr bald keinen Raum mehr in den

Kryptensäckchen finden und, durch die Oeffnung der krausenförmigen Basalmembran hindurchwandernd, das Puppenepithel vor sich her nach innen schieben. Zugleich breiten sich die einzelnen Zellen, welche mit deutlichen Grenzen an einander stossen, seitlich zwischen Basalmembran und Epithelbasis aus und verlegen so den Fusspunkt der Epithelzellen von der Basalmembran einwärts an ihre innersten Zellwände. Wo die Kryptensäckchen dicht neben einander liegen, berühren die seitlich, d. h. nach allen Richtungen radiär durch die Löcher der Basalmembran gleichsam hervorquellenden Abortivzellenhäufchen sehr bald die benachbarten Ausbreitungsbezirke und bilden eine zusammenhängende mehrfache Zellenschicht auf der Basalmembran, durch welche die Epithelzellen vollständig von dieser getrennt werden (Fig. 44 *az*). Nur an wenigen Stellen bleiben Theile des Epithels in Zusammenhang mit der Basalmembran und nehmen sich wie mehr oder weniger starke Pfeiler aus, welche rings von den Abortivzellen umdrängt werden. Diese sind, dem Druck entsprechend, den sie in ihrer Lage zwischen der Basalmembran und dem Epithel auszuhalten haben, parallel zur Basalmembran abgeplattet, ihr längster Durchmesser steht senkrecht zur Längsaxe der Epithelzellen. Die Kerne der Abortivzellen nehmen eine Mittelstellung ein zwischen den Regenerationskernen und jenen des fertigen Epithels. An Grösse stimmen sie mit den Imaginalkernen überein und übertreffen die Epithelkerne. Weil sich nur ihr Chromatin färbt, der übrige Kerninhalt aber ganz ungefärbt bleibt, erscheinen sie von allen innerhalb der Basalmembran gelegenen Kernen am hellsten. Wie die Zellen, so sind auch ihre Kerne senkrecht zur Darmaxe comprimirt.

Steht in dem grössten Theil des Mitteldarms das Epithel noch überall mit der Basalmembran in Verbindung durch die beschriebenen Pfeiler und erstreckt sich diese Verbindung sogar noch da auf weite Flächen, wo die Einwanderung der Abortivzellen erst begonnen hat, so findet man am analen Ende des Mitteldarms, welches die geringste Erweiterung des Lumens erfahren hat, etwas abweichende Querschnittbilder. Hier haben sich die Abortivzellen zu einer fast regelmässigen mehrschichtigen Lage auf der Basalmembran ausgebreitet, und nirgends besteht mehr der geringste Zusammenhang zwischen dieser und dem Epithel. Letzteres ist nur schwach entwickelt und zeigt sehr häufig eine Abplattung, welche der der Abortivzellen ähnlich ist. Da diese abgeflachten Epithelzellen auch keinen Stäbchenbesatz zur Entwicklung bringen, sind sie als solche nur noch an ihrem Kern und durch ihre Lage kenntlich. Stellenweise haben jedoch die Epithelzellen Gelegen-

heit gefunden, sich in der typischen Weise anzuordnen, und besitzen dann auch den charakteristischen violetten Härchenschopf. Bei der geringen Entwicklung des Puppenepithels in diesem Darmtheil, welcher auch bei der Imago die Gestalt eines englumigen Rohrs behält, finden die auswandernden Abortivzellen in viel höherm Maasse Gelegenheit, sich auszudehnen, als da, wo das Puppenepithel mächtig entwickelt ist. Der geringe Widerstand des schwachen Epithels wird hier leicht überwunden, und nun dehnen sich auch die auswärts von den Regenerationszellen gelegenen Abortivzellen nicht selten so kräftig aus, dass hier und da die ganze Imaginalinsel durch die Communicationsöffnung der Basalmembran hindurch und dicht unter das Epithel gedrängt wird, wo sie später mit dem ganzen Inhalt der Basalmembran abgestossen und dem Verfall preisgegeben wird. Dass Aehnliches auch sonst im Mitteldarm vorkommt, beweisen die unzweifelhaft als solche erkennbaren Imaginalinseln, welche sich nicht selten im gelben Körper älterer Puppen nachweisen lassen. Ganz ähnlich verhält sich ein Theil der Imaginalzellen nach Rengel (97) bei *Tenebrio molitor*.

Mit der geringen Entwicklung des Puppenepithels im Enddarmabschnitt dürfte es zusammenhängen, dass hier der „gelbe Körper" (die Reste des Larvenepithels und der Kryptenhalszellen) weit weniger angegriffen erscheint als da, wo der Darm ein wohl entwickeltes Epithel besitzt. Die Secretion kann hier nur sehr dürftig sein und beschränkt sich vielleicht auf die Zellen, welche einen Stäbchenschopf besitzen; daher mag es kommen, dass das hintere Ende des gelben Körpers noch zahlreiche färbbare Kernreste enthält, welche weiter vorn nur sehr vereinzelt auftreten. Auch zeigt er hier eine festere, fast unveränderte Consistenz, und in seiner Umgebung findet sich nur wenig geronnenes Secret.

Ich gehe hier noch kurz auf das Schicksal des gelben Körpers ein, welcher aus dem Mitteldarm erst dann verschwindet, wenn das Puppenepithel seine Rolle ausgespielt hat, welche sehr wahrscheinlich darin besteht, die Reste der abgestossenen Epithelien zu verdauen und dem Dünndarm zur Resorption zu übergeben.

Der gelbe Körper tritt keineswegs durchweg in demselben Zustand aus dem noch während der letzten Larvenzeit gebildeten primitiven Puppendarm in das Puppenstadium über, ein Beweis, dass es nicht die verdauende Thätigkeit des Puppenepithels allein ist, welche ihn vollständig auflöst, da ja Anfangs das noch unentwickelte Epithel sicher nicht secernirend thätig ist. Bei der ganz jungen Puppe liegt der gelbe Körper im Darmlumen, meist ohne es ganz auszufüllen.

Seine Gestalt ist unregelmässig. Die larvalen Reste und auch die Kerne sind vollständig zu einer feinkörneligen Masse zerfallen. Nur an der Peripherie des gelben Körpers, welcher häufig einen weiten centralen Hohlraum umschliesst, finden sich hier und da noch Reste der Kerne des provisorischen Epithels, deren Chromatin die Färbbarkeit bewahrt hat. In andern Fällen erhält sich dagegen der gelbe Körper bei der jungen Puppe in derselben Form, welche wir bei der alten Larve kennen gelernt haben, nur haben sich die Fetzen des provisorischen Epithels den Resten des Larvenepithels durchweg angeschlossen.

Zur Zeit der höchsten Entwicklung des Puppenepithels erscheint der gelbe Körper in wurstförmiger Gestalt und füllt das Lumen nicht aus, wenngleich sein Volumen beträchlich an Ausdehnung gewonnen hat. Die feinen Granula, welche seine Hauptmasse bilden, sind von zahlreichen grössern und kleinern Vacuolen durchsetzt. Diese enthalten gröbere Schollen, welche nach Form und Inhalt häufig (nicht tingirten) Kernen gleichen. Sie nehmen weder Kernfarbstoff noch Pikrofuchsin auf. Ob es sich hier um nachträglich in die Lücken des gelben Körpers eingedrungene Epithelkerne handelt, deren Auflösung dann aber einen andern Verlauf nehmen müsste als bei den ursprünglichen Componenten des gelben Körpers, wird sich schwer entscheiden lassen. Dafür spricht der Umstand, dass sich in der Peripherie des gelben Körpers von einer Vacuole umschlossene Kerne vorfinden, welche den Epithelkernen gleichen und sich wie diese färben. Sie sind mit der Vacuole von einem Plasmahof umgeben. Nach dem Centrum des gelben Körpers hin finden sich nun solche Zellen, in welchen der Kern die Färbbarkeit verloren hat; weiterhin verschwindet dann der Plasmahof, und schliesslich umgiebt die Vacuole nur allein den ungefärbten Kern. Aber es ist sehr wohl möglich, dass diese Scheinkerne mit Kernen überhaupt nichts zu thun haben, sondern Granulahäufchen darstellen, deren Anordnung innerhalb einer circumscripten Stelle solche allerdings sehr täuschend nachahmt.

Der gelbe Körper wird umschlossen von einer dünnen, dunkler erscheinenden Grenzschicht, vielleicht Weismann's (64) Cystenhülle, welche an den Stellen unterbrochen ist und verschwindet, an welchen sich dem gelben Körper andere Epithelderivate anlegen. Diese bilden eine weitmaschige lockere Masse und dürften als geronnenes Secret aufzufassen sein. In dieser Masse liegen Kerne in grösserer Anzahl, und zwar, wie im gelben Körper, ebenfalls alle Uebergänge von einem wohl tingirten, mit einem (Plasma?-)Hof umgebenen Kern zu einzelnen, durchaus ungefärbten Scheinkernen. Sie stammen, da die Basal-

membran überall lückenlos zusammenschliesst und ein Eindringen fremder Elemente unmöglich macht, entweder von dem Puppenepithel, aus dessen Verband sie einzeln durch mechanische Agentien bei der Gestaltveränderung der Epithelfaltung herausgedrängt sein mögen oder welches sie in Folge seniler Degeneration nach kräftiger Secretproduction verlassen haben; oder sie sind nachträglich aus den peripherischen Schichten des gelben Körpers durch die Einwirkung des Secrets, welcher sie länger widerstehen als ihre Umgebung, herausgelöst und werden nun langsam von diesem aufgelöst. Dass diese Auflösung unter der Einwirkung des verdauenden Secrets ganz anders vor sich geht als ohne sie im gelben Körper und Veranlassung zur Entstehung der erwähnten Scheinkerne giebt, erscheint als nahe liegende Erklärung.

Ist dies die Gestalt des gelben Körpers in der vordern Mitteldarmpartie, so erscheint er weiter hinten in demselben Object aus einem centralen Strang und 2 concentrischen Ringen zusammengesetzt. Der centrale Strang ist vielfach zerklüftet und grauviolett gefärbt, am stärksten die Einschlüsse der Vacuolen. Es folgt dann eine mittlere Zone mit wesentlich dem gleichen Aussehen wie in der vordern Mitteldarmpartie, und diese endlich wird umgeben von jener weitmaschigen lockern Secretmasse mit ihren Kernen und Kernresten.

Gehen wir in demselben Object noch weiter analwärts, so sehen wir die mittlere Zone an ihrer innern und äussern Circumferenz sich in eine stark lichtbrechende, an Dicke von vorn nach hinten zunehmende Schicht umwandeln, während zugleich der von dieser „Membran" umschlossene Inhalt beständig an Masse abnimmt. Berühren sich schliesslich beide Wände, so kommt es zur Bildung einer starken, den Centralstrang des gelben Körpers einschliessenden „Cystenhülle". Damit aber ist der Gestaltungsreichthum des gelben Körpers selbst in ein und demselben Object noch nicht erschöpft; denn weiter hinten wird der Centralstrang allmählich so weit verändert, dass er schliesslich mit der ihn umgebenden Zone mehr oder minder in eins verschmilzt. Letztere bildet keine Cystenhülle mehr, und endlich sind überhaupt keine concentrischen Schichten mehr nachweisbar, und der gelbe Körper zeigt ein ganz einheitliches Querschnittbild mit zahlreichen runden, roth gefärbten Kernresten und einer Structur, welche seine frühere zellige Zusammensetzung noch erkennen lässt. Damit schliesst sich also die Beschaffenheit des gelben Körpers am analen Ende zwar der in alten Larven zur Erscheinung kommenden am nächsten an. Aber welchen illusorischen Werth er für die genaue Altersbestimmung der

Puppe mit Rücksicht auf die Neubildungsvorgänge hat, ist neben den verschiedenen Zuständen der Auflösung desselben in verschiedenen Mitteldarmpartien eines Objects auch besonders daraus zu entnehmen, dass die junge Puppe einen in viel höherm Grade umgebildeten gelben Körper aufweisen kann als die 3 Tage alte Puppe in dem hintern Ende ihres Mitteldarms.

Jeden Falls ist die sehr auffallende Volumenzunahme des gelben Körpers, welche erst mit der Entwicklung des Puppenepithels stattfindet, dem Einfluss auflösender Secrete zuzuschreiben; denn man muss wohl aus der hohen Entwicklung des Puppenepithels auf eine physiologische Leistung desselben schliessen, welche durch das Vorhandensein des Stäbchensaums und des Secrets zwischen dem gelben Körper und dem Epithel auch bewiesen wäre, wenn es einmal sicher stünde, dass es sich hier thatsächlich um geronnene Secretmassen handelt und nicht um Auflösungsproducte der Bestandtheile des gelben Körpers, welche auch möglicher Weise ohne den Einfluss eines verdauenden Secrets zerfallen, und wenn ferner das Auftreten eines Stäbchensaums ein sicheres Anzeichen dafür wäre, dass sich das Epithel im Zustand der Secretion befindet. Jeden Falls halte ich eine secernirende Thätigkeit des Puppenepithels für sehr wahrscheinlich.

Vergleich des thätigen Larvenmitteldarms mit dem Puppendarm.

Bevor ich zu der Abstossung des Puppenepithels und der Ausbildung des imaginalen Mitteldarms übergehe, hebe ich noch kurz die Hauptunterschiede hervor, welche zwischen dem Mitteldarm der Larve und der Puppe bestehen.

Aeusserlich stellt dieser Darmabschnitt bei der Larve ein gerades, überall fast gleichkalibriges Rohr dar, dessen Grenzen makroskopisch schwer zu bestimmen sind, weil der Oesophagus in gleicher Stärke in den Mitteldarm und dieser in den Enddarm übergeht. Der letztere Uebergang markirt sich schwach durch den etwas verdickten Pylorusabschnitt, in welchen die Vasa Malpighii einmünden. Der Mitteldarm der Puppe dagegen nähert sich in seiner Form mehr dem der Imago, indem er eine in der Mitte etwa ihr Maximum erreichende Auftreibung zeigt, deren Stärke individuellen Schwankungen unterliegt. Histologisch bietet der Mitteldarm bei der Larve und Puppe ein recht verschiedenes Aussehen dar.

Das Epithel der Puppe zeichnet sich durch den grössern Zellenreichthum, die meist kräftige Entwicklung der ganzen Epithellage und

durch das Vorhandensein eines wohl entwickelten Stäbchensaums vor dem larvalen Epithel aus. Was den Stäbchensaum betrifft, so scheint es mir nicht unmöglich, dass ihn die Larve zeitweise ebenfalls besitzt, wenn ich ihn auch an einer grossen Anzahl von Larvendärmen in keinem Fall nachweisen konnte. Er scheint eine in hohem Grade vergängliche Bildung zu sein. Ich schliesse dies daraus, dass ich den Stäbchensaum an dem imaginalen Epithel bei einer alten Puppe nur einmal auffand, während ihn alle übrigen Objecte nicht besassen. Am imaginalen Epithel älterer Käfer fand ich ihn nur an den Zellen der Kryptenhälse.

Die Basalmembran und deren die Krypten bekleidende Ausstülpungen erhalten sich zwar im Puppendarm, erleiden aber eine geringe Veränderung ihrer Gestalt. Bei der Larve macht die Basalmembran die Faltung des Epithels mit, läuft dagegen ohne Falten über die Aussenseite des Puppenepithels. Dies Verhalten findet darin seine Erklärung, dass die Erweiterung des Darmlumens die Basalmembran bei der Puppe straff spannt und keine Faltung zulässt. Die Gestalt der Kryptensäckchen ändert sich mit der Veränderung ihres Inhalts.

Die Krypten zeigen ein recht verschiedenes Verhalten bei der Larve und Puppe, und die imaginalen Regenerationsschläuche gleichen vielmehr denen der Larve als den Imaginalinseln der Puppe. Bei beiden sind die Epithelmutterzellen übereinstimmende Elemente, welche, zu einem Häufchen zusammengeballt, im Innern der Säckchen liegen; doch handelt es sich bei der alten Larve durchweg um ruhende Kerne, welchen die grössern Paranucleinschollen zu fehlen scheinen, während sie sich durch grossen Nucleinreichthum auszeichnen. Fasst man das Paranuclein mit Flemming als eine chemische Vorstufe des Nucleins auf, so ist es sehr einleuchtend, dass es den ruhenden Kernen fehlt, während es bei der stetigen Neubildung des durch Halbirung bei der Karyokinese reducirten Chromatins als dessen genetische Vorstufe auftritt und auch dann gebildet wird, wenn die ruhenden Kerne beginnen sich zur Theilung vorzubereiten. Sicher ist jeden Falls, dass das Paranuclein in den Kernen der Regenerationszellen während der Puppenperiode stark überwiegt, wenn es auch in den ruhenden Kernen, ohne doch sicher nachgewiesen werden zu können, in geringen Mengen vorhanden sein mag.

Die Kryptenhalszellen der Larve, welche vorübergehend ein zusammenhängendes Epithel bilden, sind bei der Puppe durch Gruppen von Zellen vertreten, welche sich in ganz anderer Weise anordnen, als

es bei der Larve geschieht. Sie stammen stets von den Epithelmutterzellen, deren Kerne sich einzeln aus dem Verband der Imaginalinseln loslösen, mit einem ausgedehnten Plasmahof umgeben und, nachdem sie das Kryptensäckchen ausgefüllt haben, sich durch die Communicationsöffnung der Basalmembran unter das Puppenepithel schieben und allmählich auf der Basalmembran ausbreiten. Ihrer ungünstigen Lage wegen können sie niemals epithelialen Charakter gewinnen, solange das Puppenepithel fest zusammenhält. Aber auch wenn sich dieses lockert und degenerirt, kommen die Abortivzellen nicht dazu, wie bei der Larve, ein provisorisches Epithel zu bilden, weil sie durch die abgestossene Basalmembran, welche sie aus dem Zusammenhang mit ihren Schwesterzellen in den Kryptensäckchen reisst, in das Innere des neu sich bildenden imaginalen Epithels gelangen und als Bestandtheil des gelben Körpers zu Grunde gehen. In ihrer merkwürdigen Anordnung (Fig. 44 *az*) geben sie dem Puppendarm ein sehr charakteristisches Aussehen und täuschen ein dimorphes Epithel vor.

Auch innerhalb der Kryptensäckchen, welche, wie bei der Larve, nicht über die Muscularis nach aussen hervorragen, kommt es nicht zur Bildung eines Kryptenepithels, sondern die Abortivzellen ordnen sich unregelmässig nach Maassgabe des verfügbaren Raums im Umkreis der Imaginalinseln an.

Die Entwicklung der Mitteldarmmusculatur wird Gegenstand einer besondern Behandlung sein, und ich erwähne hier nur zur allgemeinen Orientirung, dass sie am Puppendarm durchaus wohl entwickelt ist und gegenüber dem Larvendarm entschieden einen jugendlichen und functionsfähigen Charakter besitzt.

Ich will hier kurz noch ein Stadium erwähnen, in welchem ich den Mitteldarm einer 4 Tage alten Puppe antraf und welches sich in die Reihenfolge der Entwicklungsstufen nicht einfügen lässt. Ich vermuthe daher, dass es sich hier um ein anormales Verhalten handelt. Schon äusserlich hat dieser Mitteldarm eine auffallende Form. Der in aussergewöhnlicher Ausdehnung auftretende gelbe Körper der Larve ist rosenkranzförmig aufgetrieben und hat die Darmwand so stark gedehnt, dass es an den am stärksten aufgetriebenen Stellen nicht zur Entwicklung eines normalen Puppenepithels gekommen ist, während es am Anfang und Ende des Mitteldarms und auch zum Theil an den Einschnürungen zwischen den Knoten wohl entwickelt ist. Die Basalmembran erscheint so stark gezerrt, dass ihre normaler Weise nie verschwindende feine Faltung verloren gegangen ist. Das Epithel ist zu einem äusserst flachen Plattenepithel geworden, die Musculatur tritt

in Form dünner Fäden auf. Die Imaginalinseln sind sehr klein, Abortivzellen fehlen ganz. Es scheint, als sei hier durch irgend welche Störungen das Puppenepithel gehindert worden, sich überall an der Darmwand gleichmässig zu entwickeln. Das stellenweise normale Epithel wirkte dann auf den gelben Körper durch sein Secret ein, dieser dehnte sich aus, und nur die schwachen Stellen der Darmwand gaben dieser Ausdehnung nach, welche fast zu einer Zerreissung der Darmwände führt.

6. Stadium: Degeneration und Abstossung des Puppenepithels.

Die ersten Anzeichen der senilen Degeneration des Puppenepithels fand ich bei einer 5 Tage alten Puppe; doch erhält sich das Epithel in andern Fällen bis zum 7. und 8. Tag. Unter fortschreitender Auflösung des gelben Körpers nimmt die Weite des Darmlumens langsam ab. Der gelbe Körper, dessen lösliche Bestandtheile, wie es scheint, vollständig verdaut sind, wird aus dem Mitteldarm ausgetrieben und ist zu dieser Zeit im Dünndarm, später im Coecum und Rectum zu finden. Mit der Verdauung des gelben Körpers hat das Puppenepithel seine Rolle ausgespielt, und dessen Verschwinden aus dem Mitteldarm zieht seine Degeneration unmittelbar nach sich. Die fortschreitende Verengerung des Darmlumens, deren Grund möglicher Weise in einer Contraction der Muskeln su suchen ist, hat zur Folge, dass die geringen Faltenzwischenräume, soweit sie am Epithel erhalten geblieben sind, geschlossen werden. Gleichzeitig macht sich, allerdings in den verschiedenen Objecten und sogar innerhalb desselben Mitteldarms, in verschiedenen Regionen in nicht gleichmässig hohem Grade eine Degeneration der Epithelzellen bemerkbar. Der Stäbchensaum verschwindet, die Zellen werden aus ihrer Lage verschoben, und die der Darmaxe zunächst liegenden Kerne zeigen das die Chromatolyse einleitende Verhalten. Hierbei ballen sich die Chromatinkörnchen, welche eine steigende Affinität zu Säurefuchsin verrathen, entweder zu einem Häufchen zusammen, dessen Bestandtheile später zu einem runden Tröpfchen zusammenfliessen, oder es kommt mit Vorliebe an der Peripherie des Kerns zur Bildung von 2—6 solcher Tröpfchen, welche dann erst unter Schrumpfung des ganzen Kerns zu einem grössern Tröpfchen zusammentreten, nachdem sich die benachbarten zuerst vereinigt haben.

Das weitere Fortschreiten der Verengerung des Lumens bewirkt durch den im Epithel herrschenden Druck eine Abschuppung der innersten, am stärksten degenerirten Zellen. Diese Abstossung ist der

des Larvenepithels analog, nur wird hier keineswegs schon das ganze Puppenepithel abgestossen. Auch wird in den vorher nicht erweiterten Mitteldarmpartien, namentlich aber am hintern Ende diese Abschuppung überhaupt nicht beobachtet. Die Abortivzellen und der Rest des sie innen überlagernden Epithels halten noch fest zusammen, wenn ihre frühere (Fig. 44) geordnete Lagerung auch vielfache Störungen erfährt. Die Formveränderung der Kerne und der abortirten Zellen ist auf Rechnung des in der Darmwand herrschenden Druckes zu setzen. Der gleichen Ursache ist die starke Faltung der früher straff um die Epithelbasis herum laufenden Basalmembran zuzuschreiben; doch habe ich an keinem Object beobachtet, dass diese Faltung, wie man wohl hätte erwarten können, zu einem Verschluss der Communicationsöffnungen zwischen den Kryptensäckchen und dem Epithel geführt hätte. Diese bleiben nicht nur bestehen, sondern erscheinen häufig beträchtlich erweitert (Fig. 45, 46). Die Kryptenhüllen sind als zarte Häutchen, welche häufig ihrem Inhalt nicht nahe angeschmiegt, sondern mehr oder weniger von ihm abgehoben sind, noch deutlich erkennbar.

Da das jetzt erreichte Stadium (Fig. 45) den Ausgangspunkt für die folgende Abstossung der krausenförmigen Basalmembran mit ihrem gesammten Inhalt darstellt, müssen wir zum Verständniss dieses Vorgangs das Querschnittsbild genauer betrachten. Innerhalb der eigentlichen Basalmembran liegen zunächst die Abortivzellen, welche mit ihren Schwesterzellen in den Kryptensäckchen in Verbindung stehen und innen von den Resten des noch nicht abgestossenen Epithels überlagert werden. Die Kryptensäckchen enthalten neben einer grössern Anzahl von Abortivzellen die Epithelmutterzellen, welche nach einer längern Pause wieder Kerntheilungsfiguren in Anfangs geringerer, später immer wachsender Menge zeigen. Das ganze distal aufgetriebene Kryptensäckchen steckt derart in den Maschen der Ringmusculatur, dass es in der Richtung nach der Darmaxe aus diesen um so weniger unverletzt herausgezogen werden kann, als die Maschen mit der zunehmenden Contraction der Muskeln enger werden. Ich will indessen hier nicht verschweigen, dass das Aussehen der Muskeln auf diesem Stadium durchaus nicht dafür spricht, dass sie sich im Zusand der Contraction befinden; denn weder ist ihr Querdurchmesser grösser geworden, noch auch zeigen sich die den Contractionszustand verrathenden Falten des Sarkolemmas an ihren Rändern. Dennoch ist die Zusammenpressung der Darmwände kaum anders zu verstehen als unter der Annahme einer Contraction der Ringfasern, welche wir auch weiterhin, um eine

befriedigende Erklärung geben zu können, noch werden in Anspruch nehmen müssen.

Die Zwischenräume zwischen den innern und äussern Ringfasern, soweit sie nicht von den Kryptensäckchen eingenommen werden, sind von eingewanderten Zellen, welche ein durchaus gleichartiges Aussehen haben, dicht erfüllt.

An das soeben beschriebene Stadium schliesst sich am engsten das in Fig. 47 dargestellte an. Zwischenstufen habe ich trotz zeitraubender Bemühungen nicht gefunden. Der abgebildete Schnitt stammt von dem Mitteldarm einer 8 Tage alten Puppe. Die dem Alter nach zwischen Fig. 45 und 47 stehenden Objecte waren entweder weiter entwickelt oder ergaben dieselben Bilder. Es spricht manches dafür, dass die von der Fig. 45 zu der Fig. 47 führenden Vorgänge etwas Explosionsartiges haben und auf eine kurze Zeitdauer beschränkt sind. Indessen lässt sich aus dem Vergleich beider Figuren doch ersehen, in welcher Weise sich die Abstossung der Basalmembran mit dem gesammten Epithel vollzogen haben wird.

Wir finden jetzt das Puppenepithel von der stark gefalteten Basalmembran, an deren Identität kein Zweifel möglich ist, im Innern des Darms liegen. Das Plasma der Epithelzellen ist unter Verlust der Zellgrenzen zu einer krümeligen Masse zerfallen, welcher die in fortschreitender Degeneration befindlichen Kerne eingestreut sind. Aussen liegen der Basalmembran unregelmässige Häufchen von noch frischen Kernen an, und diese sind zweifellos ihrer Lage und ihrem Aussehen nach Theile der eingewanderten Zellen (Fig. 45 *bgw*), welche bei der Continuitätstrennung der Basalmembran von den Kryptensäckchen durch die entstandenen Lücken an diese Stellen gelangt sind. Auswärts von diesen finden wir eine Lage parallel zur Peripherie des Darms gestreckter Zellen, welche eine zusammenhängende Schicht bilden und deren Kerne senkrecht zur Darmaxe abgeplattet sind. Stellenweise sind diese Zellen so stark in die Länge gezogen, dass mich ihre Gestalt dazu verführte, sie für die innere Ringmuskellage zu halten. Thatsächlich aber dürften sie mit den Abortivzellen identisch sein, welche auf den frühern Stadien in den Kryptensäckchen lagen. Es folgt dann im Querschnitt nach aussen ein breiter Ring dicht gedrängter Kerne, welche der richtigen Beurtheilung einige Schwierigkeiten machen. Auf den ersten Blick erkennt man nur einen breiten, von Säurefuchsin stark tingirten Plasmastreifen, dem ausserordentlich zahlreiche, scheinbar gleichartige, kräftig gefärbte Kerne regellos eingestreut sind. Erst ein eingehendes und wiederholtes vergleichendes

Studium bringt Ordnung in dieses Durcheinander von Zellen. Zunächst erkennt man an den grossen, eine ausgiebige Kernvermehrung andeutenden Paranucleinkörnchen die activen Elemente, welche zum Aufbau des imaginalen Epithels schreiten. Sie liegen in meist sehr unsicher, zuweilen aber distal noch durch Reste der Kryptensäckchen begrenzten Häufchen dicht bei einander, und ihre innersten Partien stehen mit den benachbarten in Verbindung (*zr*), so dass die Bildner des Imagoepithels schon einen geschlossenen Schlauch bilden, dessen Wand aussen mit zahlreichen Nodositäten besetzt ist, den distal verschmälerten Häufchen der Regenerationszellen. Diese sind in ausgiebiger karyokinetischer Vermehrung begriffen, doch scheint sich die Kerntheilung zunächst noch auf die innersten Kerne zu beschränken. Um diesen Schlauch der Regenerationszellen legt sich nun als sein Negativabdruck ein zweiter Schlauch eng herum, dessen Wand von den Zellen aufgebaut wird, welche wir schon zur Zeit des ungestörten Bestehens des Puppenepithels zwischen die Muskelmaschen einwandern sahen. Sie erscheinen in lockererer Anordnung als die Imaginalzellen, und ihre Kerne zeigen ein verschiedenes Verhalten. Zum grössten Theil sind sie frisch und chromatinreich, doch ist ihre achromatische Substanz schwach gefärbt und darum der Kern in seiner Gesammtheit etwas blasser als der Regenerationskern. Paranucleinkörnchen sind nie in der Ausdehnung vorhanden wie bei den Kernen der Imaginalinseln, ja es erscheint sehr zweifelhaft, ob man es überhaupt mit Paranuclein in diesen Kernen zu thun hat und nicht vielmehr mit den chromatolytischen Tröpfchen, welche wir am abgestossenen Epithel schon mehrfach kennen gelernt haben. Degenerirende Kerne sind mit aller Sicherheit in dem äussern, die primitive imaginale Darmwand umgebenden Zellenschlauch nachweisbar. Wie wir später sehen werden, bildet ein grosser Theil dieser Zellen eine Hülle um die wachsenden Regenerationskrypten des imaginalen Mitteldarms. Woher sie stammen, ist unsicher. Ihr ziemlich unvermitteltes zahlreiches Auftreten spricht für eine Einwanderung von aussen. Ich glaube nicht, dass es Descendenten der wenigen bindegewebigen Elemente sein können, welche zwischen den Muskeln und der Darmwand gewöhnlich angetroffen werden. Diese hätten sich so rapid vermehren müssen, dass Theilungsfiguren der Aufmerksamkeit kaum hätten entgehen können; doch sind solche nirgends in meinen Präparaten nachweisbar. Bei ihrer grossen Anzahl scheint ein Wettbewerb unter ihnen stattzufinden, welcher mit dem Unterliegen der Zellen endigt, deren Kerne jetzt schon degene-

riren. Demnach würde es sich in diesen um abortirte Zellen handeln, welche das Ziel ihrer Bestimmung nie erreichen.

An seiner Peripherie ist der Darm von der Ring- und Längsmusculatur umgeben, zwischen welche zahlreiche Leukocyten eingewandert sind.

Suchen wir uns nun aus den vorliegenden Bildern eine Vorstellung von dem Vorgang der Abstossung des Puppenepithels zu bilden, so scheint der Thätigkeit der Musculatur eine grosse Bedeutung beigelegt werden zu müssen. Thatsächlich sehe ich auch keine andere Möglichkeit einer zufrieden stellenden Erklärung; aber ich hebe noch einmal hervor, dass zwar alles für eine kräftige Muskelcontraction spricht, nur das Aussehen der Muskeln in diesen Stadien selbst nicht. Vielleicht aber hängt die Zusammenziehung der Muskeln und ihr geringer Querdurchmesser zusammen mit einer Umbildung ihrer Substanz, welche schliesslich zur Regeneration der Fasern führt und schon begonnen hat.

Durch den angenommenen Muskeldruck sehen wir den Mitteldarm gleichmässig und continuirlich zusammengepresst und in Folge dessen Theile des Epithels abgestossen und die Basalmembran zu starker Faltung gezwungen. Es kommt nun in erster Linie darauf an, zu erklären, in welcher Weise und durch welche treibenden und haltenden Kräfte sich die Kryptensäckchen von der Basalmembran loslösen. Ich glaube, dass bei diesem Vorgang den eingewanderten Zellen (Fig. 45 *bgw*) eine wichtige Rolle zufällt. Der im Umkreis des Darms herrschende centripetal gerichtete Druck pflanzt sich auch auf diese alle Hohlräume zwischen der äussern Ringmuskellage und der Basalmembran dicht erfüllende Zellenmasse fort, und durch ihre Vermittlung geräth der Inhalt der Kryptensäckchen in einen Zustand der Compression, der Spannung. Der Muskeldruck könnte, da er nicht von allen Seiten gleichmässig auf die Wände der Säckchen drückt, allein nicht in dieser Weise wirken. Dass aber ein Spannungszustand in den Säckchen herrscht, glaube ich daraus schliessen zu können, dass die Communicationsöffnungen in der Basalmembran sich nicht schliessen, wie man erwarten sollte, sondern zum Theil sogar weiter werden. Die distal kolbig verdickten Säckchen stecken nun einmal mit ihren verjüngten Hälsen zwischen den Muskelmaschen, und andrerseits sind sie rings von den auf ihre Wände drückenden Zellen (*bgw*) umgeben. Während nun die Säckchen in ihrer Lage festgehalten werden, die Zellen (*bgw*) aber auch fortgesetzt und in immer steigendem Maasse auf die Basalmembran drücken, werden die Säckchen schliesslich an der ringförmigen

Zusammenhangsstelle mit der Basalmembran von dieser abgeschnürt und losgerissen, welche nun, dem Druck folgend, centripetal ausweicht, ihren Inhalt zu einer central gelegenen formlosen Masse zusammenschiebend. In demselben Moment aber, in welchem die Basalmembran sich von den Säckchen trennt, wirkt die in ihnen herrschende Compressionsspannung dahin, dass ihr Inhalt sich aus der entstandenen freien Oeffnung ergiesst und allseitig sich ausbreitet. Die in Folge der Verringerung der Darmperipherie sehr dicht gelagerten imaginalen Zellenhäufchen müssen bei ihrer Ausbreitung schnell auf einander treffen und einen Schlauch zwischen den Muskeln und der Basalmembran bilden. Naturgemäss sind es in erster Linie die im Innern der Säckchen gebliebenen Abortivzellen, welche sich zuerst aussen von der Basalmembran ausbreiten und den Darm fast sofort wieder schliessen. Dennoch ist es unvermeidlich, dass ein geringer Bruchtheil der eingewanderten Zellen die nur für einen Augenblick bestehenden Lücken zwischen den Imaginalinseln zum Durchschlüpfen benutzt. Ihre Hauptmasse aber wird durch die schnell eine feste Wand bildenden Abortivzellen (Fig. 47 *az*) aus dem Innenraum des Darms ausgeschlossen und bildet einen dichten Mantel um die Bildungszellen für das imaginale Epithel. In Folge der Dislocation bei der Explosion der Kryptensäckchen liegt die Ringmusculatur dem Zellenmantel jetzt auf seiner Aussenfläche an. Die Hüllhäutchen der Krypten halten sich noch kurze Zeit, sind aber bald nicht mehr nachweisbar. Nicht selten beobachtet man in dem spätern gelben Körper stets nur wenige Zellen umfassende Häufchen von Regenerationselementen. Diese sind jeden Falls, soweit nicht das früher über sie Gesagte zutrifft, bei ihrer geringen Ausdehnung nicht genügend in dem Zellenmantel (*bgw*) festgehalten, bei der Abstossung der Basalmembran durch die Maschen hindurch geschlüpft und, ohne dass es zum Zerreissen der sie umgebenden Hüllmembran kam, von der Basalmembran mitgerissen worden.

Die Complication bei der Abstossung des Puppenepithels gegenüber der des Larvenepithels besteht im Wesentlichen darin, dass nicht, wie bei der Larve, die Basalmembran erhalten bleibt und dem sich ausbreitenden Puppenepithel als Grundlage und Stütze dient, sondern dass die Basalmembran und alle nach innen von ihr gelegenen (Abortiv- und Epithel-)Zellen in das Lumen des imaginalen Mitteldarms verlegt werden sollen, welcher unter diesen Umständen nur so gebildet werden kann, dass ein Durchbruch der Imaginalinseln nach aussen stattfindet. Wie wir gesehen haben, wurde dieser Durchbruch durch

das Abreissen der Divertikel der Basalmembran möglich gemacht, deren Inhalt durch die entstandene Oeffnung austritt. Stützend und formgebend tritt jetzt statt der Basalmembran der Zellenmantel *bgw* in Action.

7. Stadium: Entwicklung des imaginalen Mitteldarmepithels.

Nachdem der Mitteldarm auf dem vorigen Stadium das Maximum seiner Compression erreicht hatte, beginnt er jetzt sich langsam wieder auszudehnen, und zwar in seiner Mitte stärker als am Anfang und Ende. Hierbei breiten sich die Imaginalinseln unter lebhafter karyokinetischer Vermehrung ihrer Kerne mehr und mehr aus und erhalten die Gestalt proximal flacher, distalwärts sphärisch vorgewölbter Buckel. An der Basis berühren die Peripherien dieser Buckel einander. Es scheint während dieser Zeit noch eine fortwährende Bildung von Abortivzellen stattzufinden, welche sich der Zellenlage *az* (Fig. 47, 48) zugesellen und sie verstärken. Ich schliesse dies aus der Zunahme der erwähnten Zellenschicht, welche bei der Ausdehnung des Darms ohne gleichzeitige Vermehrung ihrer Componenten dünner werden müsste. Möglicher Weise dient dieser mehrschichtige Abortivzellenmantel (Fig. 48 *az*) als Schutz für das sich bildende Epithel gegen mechanische Verletzungen durch die Basalmembran. Die Kerne der Abortivzellen unterscheiden sich von den Regenerationskernen durch ihre hellere Färbung und durch das Fehlen der Paranucleinklümpchen. Diese letztern finden sich übrigens jetzt auch in den Regenerationskernen in auffallend geringer Anzahl und Grösse vor. In den zur Theilung sich vorbereitenden Kernen sehen wir grosse Paranucleinschollen entwickelt, welche jetzt das reichliche Material an Nuclein geliefert haben, dessen die Kerne bei lebhaften und wiederholten Theilungen bedürfen. An Kernen, bei welchen der Theilungsvorgang bereits eingeleitet war, konnte ich Paranucleinkörnchen nicht mehr nachweisen. Doch ist hierbei im Auge zu behalten, dass meine Präparate nicht mit specieller Rücksicht auf diese Verhältnisse behandelt wurden, dass es also mit Hülfe anderer Tinctionsmethoden doch möglicher Weise gelingt, Paranuclein noch nachzuweisen, wo meine Bilder versagen. Sicher aber tritt überall da, wo es zu fehlen scheint, das Paranuclein nicht mehr in der Gestalt grösserer Klümpchen auf.

Der gelbe Körper erleidet vorläufig keine nennenswerthen Veränderungen und behält bei langsam fortschreitender Auflösung, welche namentlich durch das schon beschriebene Verhalten seiner Kerne

deutlich wird, seine ursprüngliche Beschaffenheit relativ lange Zeit bei. Natürlich ist von einer verdauenden Einwirkung des in Bildung begriffenen Epithels um so weniger die Rede, als dieses von dem abgestossenen Puppenepithel durch die mehrschichtige und mächtige Lage der Abortivzellen getrennt ist, welche später selbst einen Bestandtheil des gelben Körpers bilden, also nicht zum Aufbau des imaginalen Mitteldarms mit verwendet werden.

Ein bemerkenswerthes Verhalten zeigen die eingewanderten Zellen, welche sich von vorn herein von den Leukocyten unterscheiden, auf welche ich gelegentlich der Besprechung der Muskelregeneration noch zurückkommen werde. Die früher in ihrem Bereich auftretenden senilen Kerne, welche den chromatolytischen Zerfall zeigten, sind durchweg verschwunden. Nirgends lassen sich mehr ihre Reste nachweisen, und entweder sind sie vollständig resorbirt oder zwischen die Musculatur gelangt, wo sich degenerirende Kerne in geringer Anzahl nachweisen lassen, welche dann nicht auf Rechnung von stattfindenden Phagocytosen gesetzt werden könnten, sondern mit den Resten eines Theils der eingewanderten Zellen identisch wären. Letzteres dürfte das Wahrscheinlichere sein. An ihrer Resorption können Leukocyten betheiligt sein. Der Hauptmasse nach erhalten sich jedoch die eingewanderten Zellen lebensfrisch und ordnen sich zu einem Plattenepithel um die äussere Peripherie der Imaginalinseln. Dies Plattenepithel ersetzt die Basalmembran und deren Divertikel, welche letztern, früher noch in Resten erhalten, jetzt vollständig verschwunden sind. Es scheint, als würden die zarten Häutchen aufgelöst, und es wäre möglich, wenngleich ich eine solche Auffassung direct bestätigende Bilder nicht auffand, dass sie durch Phagocyten zerstört werden.

Die bindegewebige Hülle, welche also genetisch mit dem Epithel nichts zu thun hat, umgiebt den ganzen Mitteldarm und hebt sich als kernreiches, dunkel erscheinendes Häutchen deutlich von den umgebenden Geweben ab (Fig. 48 *bgw*). Den Imaginalinseln liegt sie nicht überall so dicht an, wie es in Fig. 48 dargestellt ist, sondern oftmals bleibt ein freier Raum zwischen ihr und jenen bestehen, welcher sich auf spätern Stadien noch erweitert, ein Umstand, welcher beweist, dass die Hülle unabhängig von dem Einfluss der wachsenden Imaginalanlagen sich ausbildet. Allerdings muss hierbei die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, dass der Hohlraum erst durch die Behandlung des Darms mit verschiedenen Reagentien entsteht und dem lebenden Thier fehlen kann.

Hier sei noch kurz zur allgemeinen Orientirung erwähnt, dass karyokinetische Theilungen innerhalb der Musculatur, also Vorgänge, welche eine Vermehrung der Muskelelemente zur Folge haben und eine Reduction ihrer Substanz, verbunden mit dem vorhergehenden Verlust ihrer specifischen Function, voraussetzen, erst dann unzweifelhaft stattfinden, wenn die bindegewebige Hülle gebildet ist und den Darm als fester Mantel von allen nicht in genetischem Zusammenhang mit dem Epithel stehenden Geweben abschliesst.

In welcher Weise sich die weitere Entwicklung des imaginalen Epithels abspielt, lehrt ein Vergleich der Figg. 48 und 49. Der gelbe Körper ist kaum verändert; nur die Tröpfchen als Degenerationsproducte der Kerne haben sich vermehrt, während die mehr auswärts gelegenen Kerne noch frisch erscheinen. In der Schicht der Abortivzellen (*az*) macht sich eine Verschiebung ihrer Elemente bemerkbar, welche sich aus dem Verhalten der neu sich bildenden Epithelschicht erklärt. Die aus dem Verband der Imaginalinseln heraustretenden Kerne behalten neben einer geringen Färbbarkeit ihrer achromatischen Substanz durch Säurefuchsin einen beträchtlichen Chromatinreichthum, werden also nicht mehr nach Art der Abortivzellen verändert. Auch sind in ihnen 1—3 grosse Paranucleinschollen immer mit Sicherheit nachweisbar, und sie erscheinen in Folge der relativen Grösse ihrer chromatischen Bestandtheile sogar durchweg dunkler als die Regenerationskerne innerhalb der Imaginalinseln. Ihre Zellen nehmen cylindrische Gestalt an und ordnen sich in den Zwischenräumen zwischen den Imaginalinseln zu einem einschichtigen Epithel, welches gegen die Abortivzellenlage drückt und sie verschiebt; doch hat diese Zellenschicht noch nirgends Lücken. Die Imaginalinseln haben unter fortdauernder, aber langsamer Vermehrung ihrer Zellen die bindegewebige Hülle vor sich her geschoben und nach aussen zu schon recht ansehnlichen Kryptensäckchen vorgewölbt. Dabei wird das Häutchen dünner, und die Kerne rücken weiter aus einander. Innerhalb der Regenerationszellen, welche ihre Säckchen oft kaum bis zur Hälfte ausfüllen, kann man alle Phasen der karyokinetischen Kerntheilung studiren. Dabei lässt sich im Allgemeinen eine geringe Abnahme der chromatischen Substanzen constatiren, und darum erscheinen jetzt die Kerne des in Bildung begriffenen imaginalen Epithels dunkler als die Regenerationskerne, deren achromatische Substanz fast ganz ungefärbt bleibt.

Die fernere Entwicklung des Mitteldarms nimmt in seiner mittlern Partie einen etwas andern Verlauf als am vordern und hintern Ende.

Diese Verschiedenheit besteht vornehmlich darin, dass vorn und hinten gar keine oder doch nur eine sehr geringe Erweiterung des Darmlumens stattfindet. Die Krypten, deren Inhalt sich weit langsamer vermehrt als im mittlern Darmtheil, stehen bei einer 16 Tage alten Puppe noch kaum auf der Stufe, welche in Fig. 49 dargestellt ist. Das bindegewebige Säckchen aber ist stets mit Regenerationszellen so prall erfüllt, dass niemals ein Hohlraum zwischen ihnen und der Kryptenwand frei bleibt. Das Epithel dagegen steht hier schon auf einer höhern Entwicklungsstufe als in den stark erweiterten mittlern Partien. Von seiner Beschreibung sehe ich hier ab, um mich nicht später wiederholen zu müssen.

In seiner mittlern Partie, und zwar seiner Hauptmasse nach, erfährt der Mitteldarm eine langsam fortschreitende Erweiterung seines Lumens und Ausdehnung seiner Wand. Die eigentlichen Imaginalinseln rücken unter karyokinetischer Vermehrung ihrer Kerne immer weiter distalwärts und spannen das Kryptenhäutchen, welches nur noch wenig wächst und sich fast nur noch ausdehnt, immer straffer an. Bei der 16 Tage alten Puppe (Fig. 50) ist es schon zur Ausbildung eines eigentlichen Kryptenhalses gekommen, indem die proximalen Zellen sich epithelial angeordnet haben und die Imaginalinseln von dem neu gebildeten, noch schwachen Mitteldarmepithel trennen. Innerhalb des Kryptenepithels findet keine Vermehrung der Kerne mehr statt. Die Erweiterung des Darmes hängt jetzt, wie es scheint, nur von dem Wachsthum der Mitteldarmwand ab. Die mehrschichtige Lage der Abortivzellen (*az*) folgt dieser Ausdehnung des Darms nicht und hebt sich, hier und da noch mit dem imaginalen Epithel in Zusammenhang, von diesem ab. Im gelben Körper, welchem sich die abgehobene Abortivzellenschicht von aussen anlegt, sind nur noch wenige Kerne anzutreffen, welche nicht schon Spuren der Degeneration erkennen lassen.

Bemerkt sei hier, dass auf diesem Stadium von einer später hervortretenden Verschiedenheit der Kerne des Kryptenepithels noch nichts zu erkennen ist.

Gegen Ende der Puppenperiode finden wir den Mitteldarm in einer Gestalt wieder, welche äusserlich zwar der imaginalen gleicht, histologisch aber noch nicht den Abschluss der Entwicklung verräth. Dies gilt in erster Linie für die erweiterte Mittelpartie. Die Krypten sind zu langen Schläuchen ausgewachsen, in deren distalem Ende die Regenerationszellen liegen (Fig. 51 *zr*). An diese schliesst sich einwärts ein wohl entwickeltes Kryptenepithel an, dessen innere Zellwände An-

fangs einander noch berühren und es nicht zur Bildung eines centralen Hohlraums kommen lassen. Es folgt dann ein sehr regelmässiges, aus gleichartigen Elementen aufgebautes Epithel, welches einen ziemlich weiten Hohlraum umfasst, der stets geronnenes Secret enthält. Proximal endlich schliesst sich an dieses ein Lager von Zellen an, welche zur Vervollkommnung des imaginalen Epithels aus dem Kryptenporus auswandern, um sich zur Ausbildung der definitiven Darmwand auf der Hüllhaut (*bgw*) auszubreiten. Alle Kerne zeigen noch immer eine gleichartige Beschaffenheit. Die auswandernden Kryptenzellen (*iz*) nehmen proximal an Grösse zu. Sie sitzen zum Theil mit breiter Basis der Hüllhaut auf, zum Theil stehen sie nur durch einen mehr oder weniger in die Länge gestreckten dünnen Stiel mit dieser in Verbindung und erscheinen dann an ihrem freien Ende, welches den Kern enthält, kolbig angeschwollen. Ihr vacuolenreiches Plasma nimmt reichlich Säurefuchsin auf. Das eigentliche Mitteldarmepithel, welches die Zwischenräume zwischen den Kryptenmündungen einnimmt, zeigt gegen früher in so fern ein verändertes Aussehen, als seine Zellen nicht mehr cylindrische Gestalt haben, sondern sich als Plattenepithel flach ausbreiten (Fig. 51 *ei*). Diese Gestaltsveränderung hängt mit der ausserordentlichen Erweiterung des Darms zusammen. Es fragt sich nur, welches die Ursache dieser Abplattung und Erweiterung des Mitteldarms ist, da diese in einer sua sponte stattfindenden Ausbreitung der Epithelzellen kaum gesucht werden kann. Ich glaube nun, dass der Inhalt des Darms sowie die Thatsache, dass wenigstens ein Theil der Kryptenhalszellen secretorisch thätig ist, eine ungezwungene Erklärung an die Hand geben. Wir sehen den gelben Körper, soweit er von der larvalen Basalmembran umgeben ist, fast noch in demselben Zustand wie bei der jüngern Puppe, ungefähr im Centrum des Mitteldarms liegen. Dagegen sind seine jüngsten Bestandtheile, die Abortivzellen, an der Aussenseite der Basalmembran einer schnellen Auflösung anheim gefallen. Von der ganzen mächtigen Schicht dieser Zellen ist nichts mehr übrig als eine geringe Anzahl von mehr oder minder degenerirten Kernen, welche in einer feinkörneligen Masse liegen. Diese füllt den ganzen Raum zwischen der larvalen Basalmembran und der imaginalen Darmwand aus. Man darf wohl annehmen, dass diese schnelle Auflösung der Abortivzellen unter der Einwirkung des Secrets stattgefunden hat, welches sich in den Hohlräumen der Kryptenhälse nachweisen lässt. Die Zufuhr des Secrets einerseits und die Ausdehnung des Abortivzellenschlauchs durch die

Auflösung andrerseits dürften die Darmwand in der erwähnten Weise gedehnt und die Cylinderzellen abgeplattet haben.

Das Häutchen (Tunica propria, *bgw*), welches den ganzen Darm ausschliesslich der Musculatur einhüllt, hat sich ebenfalls entsprechend ausdehnen müssen und ist zu einer dünnen zelligen Membran geworden, deren weit aus einander gerückte Kerne theils stark abgeplattet sind, theils sich knötchenartig vorwölben. Die Tunica propria nimmt jetzt mehr Pikrinsäure auf, während sie Anfangs eine grössere Affinität zu Säurefuchsin besass.

Der Mitteldarm des soeben ausgeschlüpften jungen Käfers unterscheidet sich nur wenig von dem des ältern Käfers, welcher schon Nahrung aufgenommen hat. Der gelbe Körper wird in einem Zustand ausgeworfen, in welchem er noch Kerne enthält, welche kaum die ersten Anzeichen der Degeneration erkennen lassen, während auch die Reste der am meisten verfallenen Kerne noch immer die Gestalt stark färbbarer Tröpfchen besitzen. Diese gegenüber dem frühern, der Einwirkung des Puppenepithels ausgesetzten gelben Körper auffallend langsame Auflösung ist dem Schutz der Basalmembran zuzuschreiben, welche der Einwirkung der Secrete widersteht, der die Abortivzellen zum Opfer fallen. — Das junge Epithel weist erst eine geringe Faltung auf, und die Verschiedenheit der Kerne, welche bei dem alten Käfer, namentlich in den Kryptenzellen, scharf hervortritt, lässt sich hier noch nicht nachweisen.

Der Beschreibung Bizzozero's (93), welche sich zwar auf *Dytiscus* bezieht, von diesem Autor aber auch für *Cybister* als gültig erklärt wird, habe ich nur wenig hinzuzufügen und kann seine Beobachtungen im Uebrigen nur bestätigen. Dass die Kryptenhalszellen secerniren und dass sich ihr Secret im Kryptenhals ansammelt und ihn derart auftreibt, dass es zur Ausbildung einer Kammerung kommt, hat Bizzozero beschrieben. Ich füge noch hinzu, dass bei *Cybister* der Kryptenhohlraum nicht direct mit dem Darmlumen communicirt, sondern dass sich die benachbarten Darmfalten um den Rand der Kryptenmündung so gruppiren, dass sie mit ihren innern Zipfeln sich gegen einander lehnen und so ein in das Darmlumen vorspringendes Gewölbe bilden. Da die unmittelbar am Kryptenrand stehenden kleinern Falten sich gegen einander stützen, ohne jedoch an ihrer Berührungsfläche mit einander zu verwachsen, die in ihrem Umkreis befindlichen Falten sich ähnlich verhalten und sich über die innersten von aussen herüber legen, besteht das Gewölbe in seiner Gesammtheit aus einer grössern Anzahl von über einander liegenden Klappen, welche sich nur in der

Richtung der Darmaxe öffnen können. Dies geschieht unter dem Druck des sich ansammelnden Secrets, welches durch das Einwärtsweichen der Klappen in das Darmlumen entleert wird, während ein Rücktritt des Secrets oder der Eintritt des Mitteldarminhalts in das Innere der Kryptenhälse vollständig verhindert ist. Ob das imaginale Epithel bei *Cybister* später ähnliche Modificationen erfährt, wie sie Rengel (98) für *Hydrophilus* beschreibt, d. h. ob später, vor der Abstossung des alten Epithels, der Kryptenhohlraum vom Darmlumen abgeschlossen wird durch die Ausbildung einer Chitinmembran, kann ich nicht sagen. Die Kerne der secernirenden Zellen im Kryptenhals zeigen einen sehr merkwürdigen Dimorphismus, welcher sich bei dem eben ausgeschlüpften Käfer noch nicht nachweisen lässt und an den Regenerationskernen, welche tief dunkel gefärbt sind, nicht bemerkt wird, während er im Epithel sich ebenfalls häufig, wenn auch nicht so deutlich, nachweisen lässt wie an den genannten Zellen. Die Kryptenhalszellen bilden ein einschichtiges, sehr regelmässiges Epithel, dessen hohe Cylinderzellen sich gegenseitig hexagonal pressen, deutliche Zellgrenzen und häufig einen zarten Härchensaum besitzen, welcher jedoch niemals so kräftig entwickelt ist wie am Puppenepithel. An den Zellen konnte ich keine der der Kerne entsprechende Verschiedenheit auffinden. Bei den Kernen tritt sie nach Anwendung der Van Gieson'schen Dreifachfärbung so deutlich in Erscheinung, dass sie gar nicht übersehen werden kann. Auf einem Querschnitt durch einen Kryptenschlauch, welcher nur eine Zellenlage genau in der Transversalebene trifft, findet man alle Kerne unter sich gleichartig von schöner violettblauer Färbung mit dunklern Chromatinkörnchen und ins Röthliche spielenden, grossen Paranucleinschollen. Auf dem in einer lückenlosen Serie nächst folgenden Schnitt sind wieder alle Kerne unter sich gleich, aber orangegelb gefärbt, mit rothgelben Chromatinkörnchen und zwar vorhandenen, aber schwach hervortretenden Paranucleinklümpchen. Der nächste Schnitt enthält wieder nur violette Kerne, und so alterniren diese mit den orangefarbenen sehr regelmässig. Vergleichend kann man beide Kernarten auf Schnitten studiren, welche zwei Zellenlager enthalten. Stets liegen dann in der obern Lage andere Kerne als in der tiefern. Welche Bedeutung diese auffallende Verschiedenheit in der Farbstoffreaction hat, lässt sich nur vermuthen. Entweder handelt es sich um eine constante Verschiedenheit der Function bei der Secretbereitung, und man könnte, wenn man die Kryptenhalszellen mit den Fundusdrüsen im Magen der Säugethiere vergleicht, ein Analogon vermuthen zwischen den Hauptzellen und einer der hier auftretenden

Zellenarten einerseits und zwischen den Belegzellen der Fundusdrüsen und der bei *Cybister* entwickelten Zellenart andrerseits. Dann würden die gelbkernigen Zellen dauernd ein bestimmtes Secret liefern, und die violettkernigen ebenso ein Secret von anderer chemischer Zusammensetzung. Es wäre dann also eine Arbeitstheilung der Zellen eingetreten, ohne dass jedoch morphologisch eine Differenzirung erkennbar würde. Zweitens aber könnte durch die Verschiedenheit der Kerne auch nur eine andere Phase der Thätigkeit bezeichnet werden. Allerdings würde man in diesem Fall nicht die regelmässig alternirende Anordnung der Kerne zu finden erwarten, sondern vielfach abgestufte Uebergänge von einer Form zur andern. Nach solchen Uebergängen habe ich aber vergebens gesucht. Ich will hier nicht unerwähnt lassen, dass sich in der Färbung des Secrets oft ein dem der Kerne analoges Verhalten zeigt, indem Theile desselben gelb, andere dagegen violett gefärbt sind. Dieser Umstand, wenn ihm überhaupt grössere Bedeutung beigelegt werden darf, würde mehr für die erstere Annahme sprechen, dass nämlich möglicher Weise die gelbkernigen Zellen dauernd das gelb sich färbende Secret, die andern das violette liefern. Der Secretinhalt der Zellen würde dann je nach seiner chemischen Beschaffenheit modificirend auf die Färbung des Kerns einwirken. Mit Hülfe verschiedener Reagentien würde sich über die physiologische Function der Kryptenhalszellen sicher mehr ermitteln lassen. Ich muss mich hier auf das Mitgetheilte beschränken.

Vergleich des imaginalen Mitteldarms mit dem der Larve und Puppe.

Vergleichen wir den Mitteldarm des Käfers mit dem der Larve und Puppe, so finden wir, dass er bei der Imago die Gestalt eines gegen früher stark erweiterten, mehr oder minder quer gestellten Sackes angenommen hat, welcher vorn und hinten durch eine ziemlich unvermittelte Verjüngung in den Oesophagusstiel bezw. in den Pylorusabschnitt des Enddarms übergeht. Am ersten fällt das zottige Aeussere des Magens auf, welches durch die zahlreichen langen Kryptenblindsäcke hervorgerufen wird. Auch histologisch liegt der hauptsächlichste Unterschied in der Entwicklung der Krypten. Bei der Larve und Puppe durchaus innerhalb der Darmmuscularis gelegen, durchbrechen sie diese bei der Imago und hängen frei in das Schizocöl hinein. Aeusserlich gleichen sie ihrer Form nach weit mehr den gleichen Bildungen des Larvendarms, entbehren aber der rechtwinkligen Biegung. Wie bei der Larve liegen auch hier die Regenerationszellen am distalen

Ende des Kryptenschlauchs, während sie bei der Puppe durch die Abortivzellen zu einer wenig constanten Lagerung gezwungen werden. Die Kryptenhalszellen bilden bei der Larve und dem Käfer die Hauptmasse des ganzen Kryptendivertikels und stimmen auch in ihrer epithelialen Anordnung überein, während es bei dem Puppendarm nicht zur Ausbildung eines eigentlichen Kryptenepithels kommt, sondern dieses durch die ungeordneten Abortivzellen vertreten wird. Der wichtigste Unterschied, durch welchen sich das imaginale Kryptenepithel über das larvale erhebt, besteht darin, dass es nicht mehr functionslos bleibt, sondern in ausgiebiger Weise secretorisch thätig ist, dass also bei dem Käfer die Krypten die Bedeutung von Verdauungsdrüsen erlangen, welche sie bei der Larve noch nicht besitzen. Es handelt sich demnach bei dem Käfer nicht, wie bei der Larve, um functionslose, in der Entwicklung (wenigstens physiologisch) zurückgebliebene Zellen, sondern um ein Gewebe, welches physiologisch nicht nur auf gleicher Höhe mit dem eigentlichen Mitteldarmepithel steht, sondern auch eine verschiedene Differenzirung seiner Zellen mit diesem gemeinsam hat, welche sich in der Verschiedenheit der Kerne ausspricht. — Der Stäbchensaum fehlt scheinbar bei der Larve, ist bei der Puppe deutlich und kräftig entwickelt und findet sich in sicher nachweisbarer Ausbildung bei dem Käfer meist nur an den Kryptenhalszellen, erreicht aber auch hier niemals die schöne Entwicklung, welche ihm bei dem Puppendarm eigen ist.

Die Regeneration der Mitteldarmmusculatur.

1. Tag (der Puppenperiode).

An der Musculatur fällt in erster Linie der Verlust der Querstreifung auf, welche aber auch früher schon bei der Larve nur schwach entwickelt war, sowie das Dünnerwerden der Ringfasern, welches sich aus der Zunahme des Darmumfangs erklären dürfte. An den Längsfasern bemerke ich eine stärkere Tinction durch Pikrinsäure. Die Structur lässt sich weniger scharf erkennen als auf frühern Stadien. Bemerkenswerth ist das Auftreten einer grössern Anzahl von Bindegewebszellen zwischen der Musculatur. Stellenweise umgeben diese die Querschnitte der Längsfasern so dicht, dass es schwer wird, letztere zwischen jenen zu erkennen. Da sich aber die Musculatur intact erhält, kann an eine Phagocytose nicht gedacht werden, wenngleich zwischen den Bindegewebszellen solche vorkommen (Fettkörperzellen?), welche durch den Besitz degenerirender Kerne die Gestalt von Körnchen-

kugeln annehmen. Es ist möglich, dass auf diesem Stadium ein lebhafterer Stoffumsatz innerhalb der Musculatur stattfindet und die abgegebenen Stoffwechselproducte chemotactisch auf die Leukocyten einwirken. Die jetzt nur durch chemische (?) Umlagerungen stattfindende Erneuerung oder Auffrischung der Muskeln dürfte ein Analogon bieten zu dem ähnlichen Vorgang, welcher sich an den Epithelzellen des Dünndarms mit mehr Deutlichkeit verfolgen lässt. Wie dort, lässt sich auch bei der Musculatur eine Veränderung der Kerne constatiren, welche in chemischen Umlagerungen ihren Grund zu haben scheint. Der Form nach erscheinen die Muskelkerne jetzt mehr elliptisch oder rund, nicht mehr so stark gestreckt wie bei der Larve. Auch durch das deutlichere Hervortreten von Paranucleinklümpchen sind die Muskelkerne jetzt gegen früher ausgezeichnet. Die degenerirenden Kerne, deren Chromatin sich zu den bekannten stark färbbaren Tröpfchen zusammenballt, gehören entweder Fettkörperzellen an, welche mit den Leukocyten zwischen die Muskelmaschen gelangt sind, oder den bei der Larve zerstreut zwischen den Muskelfasern gelegenen Bindegewebszellen, welche dem fertigen Puppendarm fast vollständig fehlen, also vorher wahrscheinlich zu Grunde gegangen sind. Ob dann die Reste dieser Zellen von Leukocyten aufgenommen werden, darüber lehrt die directe Beobachtung nichts.

2. Tag.

Die Musculatur erscheint durchaus frisch, ohne jede Spur von Degenerationserscheinungen. Die Ringfasern zeigen einen grössern Querdurchmesser als früher, bleiben aber an Dicke doch sehr hinter denen der Larve zurück, ein Beweis, dass sie während der Auffrischung an Stoff verloren haben. Die Muskelsubstanz hat im Ganzen ein lockeres Gefüge und besteht aus einem sehr feinkörnigen Plasma und deutlichen Fibrillen, welche jedoch keine Querstreifung erkennen lassen. Die Färbung ist nicht mehr so intensiv gelb wie bei der ganz jungen Puppe. Die Querschnitte zeigen wieder deutlich die durch die Anordnung der Fibrillen bedingten charakteristischen Bilder. Die Kerne sind durchweg nur wenig gestreckt und hell (Säurefuchsin) tingirt, besitzen aber in der Regel 1—3 Paranucleinkörperchen, während das Nuclein äusserst fein vertheilt ist. Die eingedrungenen Leukocyten sind fast ganz verschwunden. Alles in Allem gewinnt man den Eindruck, dass die wohl entwickelte Musculatur des Puppendarms eine Auffrischung erfahren hat, welche der Zeit nach in die letzten Larventage und den ersten Anfang der Puppenperiode fällt und ihr ein

jugendliches Gepräge verleiht gegenüber dem Zustand, in welchem sie sich am Ende der Larven- und Anfang der Puppenperiode darstellt, wo das Aussehen der Musculatur entschieden senil ist. Aehnliche, wenn auch zum Theil weniger deutlich hervortretende Verhältnisse konnten wir an der Musculatur des Oesophagus constatiren, welche jedoch ihre Querstreifung beibehält. Erwähnt sei hier noch, dass an der äussersten Längsmuskellage ein dünnes, structur- und kernloses Häutchen von Faser zu Faser läuft, in seiner Continuität aber vielfach durchbrochen ist und das Aussehen einer mehrfach zerrissenen, den ganzen Darm, mit Einschluss der Musculatur, umhüllenden „serösen Hülle" hat. Ich habe dieses Häutchen öfter vermisst, als ich seine Existenz nachweisen konnte, und es scheint in seiner Entwicklung grossen individuellen Verschiedenheiten unterworfen zu sein.

3. Tag.

Die Musculatur verhält sich im Wesentlichen noch ebenso wie am 2. Tag, doch erscheinen die Ringfasern stärker gestreckt und zuweilen zwischen den Kernen schwach eingeschnürt. Zwischen die innere und äussere Ringmuskellage sind zahlreiche Zellen eingewandert, deren Herkunft zweifelhaft ist. Wahrscheinlich stammen sie aus dem Blut oder aus Geweben, welche mit dem Darm nichts zu thun haben. Da Karyokinesen und amitotische Kerntheilungsfiguren an den wenigen, zwischen den Muskelfasern zurückgebliebenen Bindegewebszellen nicht beobachtet werden, glaube ich nicht, dass diese als Mutterzellen für die unvermittelt auftretenden Zellen in Anspruch genommen werden können. Vielleicht sind es Blutzellen, welche eine ganz bestimmte Aufgabe zu erfüllen haben. Wir haben sie früher schon kennen gelernt und gesehen, dass sie später zur Bildung des Häutchens zusammentreten, welches den imaginalen Mitteldarm und seine Blindschläuche umhüllt. Von einer Einwirkung dieser Zellen auf die Musculatur ist nichts zu bemerken.

6. Tag.

Die nächste erkennbare Veränderung der Musculatur fand ich am 6. Tag der Puppenperiode. Sie macht sich, ähnlich wie am Ende der Larvenperiode, dadurch bemerkbar, dass sich die Fasern sehr stark mit Pikrinsäure färben und nicht mehr das blasse Aussehen haben wie bei dem entwickelten Puppendarm. Namentlich fällt die intensive Gelbfärbung an den Querschnitten der Längsfasern auf, welche in Folge dessen leicht von den sie dicht umlagernden Leukocyten unterschieden werden können. Die Fibrillen sind an Längsschnitten, welche

die Faser oberflächlich treffen, noch deutlich zu erkennen, die Muskeln sind also noch contractil. Das Sarkoplasma erscheint in höherm Grade körnelig als früher, ein Verhalten, welches jedoch nur an den Ringfasern beobachtet wurde, welche im Ganzen noch weniger verändert sind als die Längsfasern. Letztere sind jetzt, wie schon erwähnt, von Leukocyten dicht umgeben, ohne dass sich jedoch, bei vorläufigem Intactbleiben der Fasern, Phagocytosen nachweisen lassen. Körnchenkugeln fehlen, nur findet sich hier und da ein stark gefärbtes Tröpfchen als Anzeichen dafür, dass senile Degeneration in geringem Umfang innerhalb der Leukocyten stattfindet. Ob sie diese selbst betrifft, oder ob es sich um Chromatolyten von Fettkörperzellen handelt, lässt sich nicht mit Sicherheit behaupten. Wahrscheinlicher ist letzteres, da sich im Fettkörper in der Umgebung des Darms solche Zerfallsproducte des Chromatins in grosser Anzahl vorfinden und wir am Oesophagus das Einwandern von Fettkörperzellen mit Sicherheit constatiren konnten.

Die Leukocyten, welche die Längsfasern umgeben, scheinen mit den zwischen die Ringmuskeln eingedrungenen Zellen, aus welchen später die Tunica propria hervorgeht, nicht identisch zu sein. Ihre Kerne erscheinen dunkler und von weniger Plasma umgeben als die Componenten der Tunica propria und sind ganz allgemein kleiner. — Das Gesammtbild deutet auf ähnliche Vorgänge hin, wie sie sich auf der Grenze zwischen Larven- und Puppenperiode abspielen, und welche dort eine Auffrischung der Muskeln zur Folge haben.

8. Tag.

Die Bilder sind auf diesem Stadium so ausserordentlich schwierig, dass es häufig kaum gelingt, die Muskelquerschnitte als solche mit Sicherheit zu erkennen. Die Ringmuskeln zeigen zwar eine Streifung, welche aber nicht den Eindruck macht, als sei sie auf eine fibrilläre Structur zurückzuführen. Vielmehr hat es fast den Anschein, als sei die Faser in wenige, je einen Kern enthaltende Spindelzellen zerfallen, deren Nebeneinanderlagerung die Längsstreifung hervorruft. Doch sind die Bilder für eine sichere Beurtheilung nicht scharf genug. An andern Stellen dagegen erscheint die Faser noch als Ganzes, ohne dass Fibrillen sich nachweisen lassen. Sie stellt dann nur einen Myoplasmastrang mit eingestreuten Kernen dar, dessen Grenzen oft kaum noch zu erkennen sind. Es handelt sich also wohl um eine Auflösung des Sarkolemmas. Die Längsfasern sind, weil sie jetzt dieselbe gelbe Färbung zeigen wie die sie umgebenden Zellenmassen, nur schwer im Querschnitt aus diesen herauszufinden. Hier und da in den Ring-

fasern auftretende senile Kerne scheinen in den Längsfasern in noch ausgedehnterm Maasse vorhanden zu sein. Findet man einen frischen Kern neben Zerfallsproducten in demselben Querschnittsbild, so könnte man glauben, eine typische Körnchenkugel vor sich zu haben; doch wird diese Annahme durch Längsschnittbilder corrigirt. Körnchenkugeln finden sich aber in grosser Anzahl zwischen der Musculatur, namentlich aber in dem umgebenden Fettkörper, ohne doch in der Weise entstanden zu sein, dass Leukocyten Muskelreste in sich aufgenommen haben. Denn die Musculatur ist immer noch mit genügender Sicherheit als Ganzes nachweisbar, also keineswegs in Sarkolyten zerfallen und von Phagocyten gefressen, sondern höchstens durch einen, wenn man will, als Autophagocytose zu bezeichnenden Vorgang verändert.

Es ist klar, dass ein nur wenig ungünstiger fixirtes und gefärbtes Object auf einem dem vorliegenden entsprechenden Stadium die Musculatur überhaupt nicht mehr erkennen lassen kann und dass in diesem Fall die Leukocyten für ihr Verschwinden verantwortlich gemacht worden sind. So gelang es mir bei *Hydrophilus* in Folge ungeeigneter Behandlung auf bestimmten Stadien nicht, die Muskelfasern nachzuweisen, und ich musste mich für die vollständige Auflösung der larvalen Musculatur aussprechen, so problematisch damit auch die Herkunft der jungen Spindelzellen werden musste, welche sich auch an weniger exacten Bildern leicht erkennen lassen, als sie mir jetzt von *Cybister* vorliegen.

9. Tag.

Die Längsfasern stimmen in ihrer Entwicklung mehr mit den äussern Ringmuskeln überein als mit den innern. Letztere besitzen noch eine überwiegende Affinität zu Pikrinsäure, während die erstern durchweg mehr Säurefuchsin aufnehmen. Die innern Ringfasern schliessen sich in ihrer Entwicklung unmittelbar an das vorige Stadium an. Der Zerfall der einheitlichen Fasern in mehrere, scheinbar je nur einen Kern enthaltende Spindelzellen spricht sich überall deutlich durch die Anordnung der Kerne aus und tritt stellenweise schon dadurch hervor, dass sich die Spindelzellen gegen einander abgrenzen. Die senil entarteten Kerne, welche von dem Sarkoplasma, welchem keine Fibrillen eingelagert sind, resorbirt werden, finden durch karyokinetische Theilung der überlebenden Kerne ihren Ersatz. Ist die Anzahl der senilen Kerne im Innern der Muskelfasern stets und auf allen Stadien, in welchen sie auftreten, nur relativ sehr gering, so treten auch die

Kerntheilungsfiguren nur in sehr beschränkter Anzahl auf, und es bedarf einer genauen Durchsicht der Schnittserien, um sie aufzufinden. Dass mit diesen Kerntheilungen auch Zelltheilungen stattfinden, beweisen die Spindelzellen, in welche die äussere Ringmuskellage sich bereits aufgelöst hat. So hat also innerhalb der Fasern eine Reduction stattgefunden, welche zum Ausgangspunkt für die Neubildung der Muskeln wird. Allerdings kehrt die Faser nicht bis zu der Stufe einer ganz indifferenten Zelle zurück, sondern zeigt am Endpunkt ihrer regressiven Verwandlung noch eine Differenzirung, welche ihre künftige Bestimmung schon verräth.

Der Verlauf der Reduction ist, kurz recapitulirt, folgender: Die Querstreifung schwindet, als das letzte Product fortgesetzter Differenzirung, zuerst. Darauf lösen sich die Fibrillen durch „Autophagocytose" auf und ein geringer Theil der Kerne wird senil. So ist die Faser zu einer langen, mehrkernigen Zelle geworden. Diese reducirt sich zu einkernigen Zellen durch den Zerfall in Spindelzellen, wobei zugleich karyokinetische Vermehrung stattfindet, um den durch das Wachsthum der Darmperipherie bedingten Zuwachs zu liefern und die degenerirten Kerne zu ersetzen. Die flüssigen (?) Stoffwechselproducte mögen positiv chemotactisch auf die Leukocyten einwirken und von diesen fortgeschafft werden. Doch dient ihre Ansammlung möglicher Weise nur dazu, das gelockerte Muskelmaterial zusammen zu halten. Die Muskelsubstanz selbst wird nicht von Phagocyten angegriffen, und die larvale Musculatur liefert durch Theilung ihrer Kerne, welche der Hauptmasse nach erhalten bleiben, nach vorher gegangener Reduction die imaginale Musculatur des Mitteldarms.

14. Tag.

Die Karyokinesen in den Muskelzellen dauern fort. Die starke Erweiterung des Mitteldarms erfordert eine Vermehrung der aufbauenden Elemente für die Ringfasern. Senile Kerne sind noch hier und da in den Muskeln anzutreffen, und dies beweist nichts weiter, als dass entweder die Degeneration von Muskelkernen noch fortdauert, oder dass die senilen Kerne noch nicht vollständig resorbirt worden sind. Die Spindelzellen gruppiren sich zunächst so, dass sie bei der Ringmusculatur von aussen nach innen neben einander liegen, und zwar häufig in bedeutend grösserer Masse, als es in der Fig. 49 zu sehen ist. Leukocyten sind nur noch in sehr geringer Anzahl vorhanden.

16. Tag.

Die Vermehrung der Kerne hat aufgehört; senile Kerne sind nirgends mehr anzutreffen. Die Spindelzellen sind in der Richtung der Peripherievergrösserung in ihrer relativen Lage verschoben durch die zunehmende Ausdehnung des Darms und haben sich zur Bildung einheitlicher, mehrkerniger, dünner Fasern vereinigt, welche noch keine Fibrillen erkennen lassen. Alle Fasern zeigen grössere Affinität zu Säurefuchsin als zu Pikrinsäure.

Die Fibrillen treten erst gegen Ende der Puppenperiode auf, und eine undeutliche Querstreifung konnte ich erst bei dem ältern Käfer mit Sicherheit nachweisen. Die Musculatur des imaginalen Mitteldarms ist, mit der des larvalen verglichen, schwächer entwickelt, und ihre Kerne sind kleiner.

Der Enddarm der erwachsenen Larve.

Der Enddarm der Larve von *Cybister* lässt drei verschiedene Abschnitte erkennen. Der erste dieser Abschnitte reicht von der hintern Mitteldarmgrenze bis zu der Stelle, an welcher der mehr oder minder umfangreiche und in seiner Länge variable Blinddarm in das Rectum einmündet. Während nun die genauere Untersuchung lehrt, dass der Blinddarm und das Rectum histologisch so ähnlich gebaut sind, dass sie, streng genommen, nicht als differente Theile des Darms angesehen werden können, müssen an dem ersten Abschnitt, dem Enddarm im engern Sinne, zwei durchaus verschieden specialisirte, sehr ungleich lange Theile unterschieden werden. Der vorderste kurze Abschnitt, welcher sich an den Mitteldarm anschliesst und an seiner vordern Grenze die Vasa Malpighii aufnimmt, ist als Pylorusabschnitt aufzufassen. Der zweite, eine doppelte rückläufige Schleife bildende Abschnitt dürfte als ausschliesslich resorbirender Darmtheil angesehen werden können. Er setzt sich nicht direct in das Rectum fort, sondern mündet seitlich in dieses ein an einer Stelle, welche regelmässig dem Anus näher liegt als dem vordern Ende des Rectums. So kommt es zur Bildung eines Coecums, welches nur sehr untergeordnete Abweichungen hinsichtlich seines feinern Baues dem eigentlichen Rectum gegenüber zeigt. — Nach diesem allgemeinen Ueberblick gehe ich zur Darstellung der genannten Darmabschnitte im Einzelnen über.

I. Der Pylorusabschnitt.

Das Epithel des Pylorusabschnitts zeigt im Querschnitt (Fig. 63 *ep*), 6 tiefe Längsfalten, deren jede noch ihrerseits secundäre kleinere

Faltungen bilden kann. Seine Zellen sind erheblich niedriger als die des Mitteldarmepithels, und dem entsprechend erscheinen auch die Kerne weniger in die Länge gezogen und mehr rundlich bis oval. Das körnelige Plasma der Zellen lässt nur an günstigen Objecten undeutliche Zellgrenzen erkennen. Die relativ grossen Kerne stehen mit ihrer Längsaxe senkrecht zur Basalmembran und sind in der Regel etwas weniger stark färbbar als die Kerne des Mitteldarmepithels. Die Basalmembran, welcher das Epithel überall fest aufliegt, ist wohl entwickelt und immer ohne Schwierigkeiten nachweisbar.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigt die chitinöse Intima, welche der Basalmembran an Stärke ungefähr gleichkommt; denn sie ist in mehr oder weniger weiten Zwischenräumen mit zahlreichen spitzen, an ihrer Basis verbreiterten Stacheln besetzt. Bei günstiger Schnittrichtung lässt sich nachweisen, dass zu je einer Zelle eins dieser Häkchen gehört, welche niemals mit den Zellgrenzen in ihrer Anordnung zusammenfallen, sondern, wie es scheint, jedes Mal an der stärksten Vorwölbung der Zelle nach dem Darmlumen zu stehen. Mit voller Sicherheit lässt sich diese Stellung der Häkchen darum nicht als durchaus gesetzmässig erkennen, weil die Zellgrenzen auch da, wo sie sich nachweisen lassen, nicht überall mit der wünschenswerthen Schärfe hervortreten. Dass eine stachlige Intima häufig bei den Insecten den Oesophagus auskleidet, ist bekannt und leicht dadurch zu erklären, dass diese Stacheln die aufgenommene Nahrung noch vollkommener zerkleinern, als es durch die Mundwerkzeuge geschehen ist, und dass sie ferner bei der Erweiterung des Oesophagus etwas aufgerichtet werden, während sie sich bei der Compression nach hinten umlegen und dabei die Nahrungsbissen erfassen und successive dem Mitteldarm zuführen. Diese beiden Functionen der Intimastacheln sind aber am Enddarm vollkommen ausgeschlossen, wenigstens in diesem speciellen Fall; denn die schon in flüssigem Zustand aufgenommene Nahrung bedarf weder einer weitern Zerkleinerung, deren Zweck, nachdem sie den Mitteldarm passirt hat, auch gar nicht einzusehen wäre, noch lässt sich verstehen, wie diese Haken an dem flüssigen und bei seinem Eintritt in den Enddarm schon resorbirbar gewordenen Darminhalt einen Angriffspunkt finden sollten, welcher durch die Peristaltik allein viel wirksamer durch den Enddarm hindurch getrieben werden kann. Allerdings haben hier die Stacheln eine etwas andere Form, als sie im Oesophagus anzunehmen pflegen. Ihre Bedeutung zu errathen, macht einige Schwierigkeiten und ist meiner Ueberzeugung nach nur dann in befriedigender Weise möglich, wenn man diesen ganzen, zwischen Mittel- und Dünn-

darm sich einschiebenden kurzen Abschnitt als Pylorus auffasst. Für diese Auffassung spricht die diesem Darmtheil eigenthümliche colossale Entwicklung der Ringmusculatur (Fig. 63 *rm*). Denkt man sich diese contrahirt, so ist ersichtlich, dass die eigenthümliche Form des Epithels einen vollkommenen Verschluss bewirkt, indem sich seine, von der Intima ausgekleideten Innenränder fest gegen einander legen und die gegenseitige Verschiebung der Innenwände durch das Ineinandergreifen der Häkchen sehr wirksam verhindert wird. Ich glaubte Anfangs die Complication dieser ganzen Sphinctereinrichtung aus dem Umstand erklären zu können, dass, da die Larve ausschliesslich flüssige oder halbflüssige Nahrung aufnimmt, der Darminhalt so dünnflüssig ist, dass es eines besonders festen Verschlusses bedarf, um seinen vorzeitigen Uebertritt aus dem Mitteldarm in den Enddarm zu verhindern, dass dagegen bei Insecten, deren Darminhalt einen höhern Grad der Consistenz besitzt, wie z. B. bei der Larve von *Hydrophilus*, eine einfache Ringklappe genüge, um ihm den Durchtritt wirksam zu verwehren. Nun beschreibt aber Rengel für einen andern Käfer, *Tenebrio molitor*, ein ganz ähnliches Verhalten des vordersten Enddarmabschnitts; und dieses Thier nimmt ausschliesslich feste Nahrung auf. Daher kann also der Häkchenbesatz nicht als eine specielle Anpassung an die Aufnahme flüssiger oder halbflüssiger Nahrung aufgefasst werden, sondern nur als eine Einrichtung, welche allgemein nur ein sehr allmähliches Uebertreten der verdauten Nahrung in den resorbirenden Darmabschnitt gestattet. In derselben Weise wird der „Kaumagen" mancher Insecten auch von einigen Autoren aufgefasst. Zu erklären bliebe noch die Thatsache, dass bei *Cybister* die Häkchenintima in dem larvalen Pylorusabschnitt zwar wohl entwickelt, bei der Imago dagegen die Intima durchaus glatt ist. Es liegt nahe, diese Verschiedenheit aus der gröbern Consistenz der vom Käfer aufgenommenen Fleischnahrung zu erklären, aber Rengel's Befunde an *Tenebrio molitor* erweisen diese Erklärung als ungenügend. Vielleicht handelt es sich in der Ausbildung der Häkchenintima um einen primitiven Charakter, welcher zwar bei der Larve noch zur Entwicklung kommt, ohne ihr wesentlichen Nutzen zu gewähren, während ihre Neubildung bei der Imago und auch schon bei der Puppe secundär unterbleibt.

Die Musculatur dieses Darmabschnitts besteht aus einer sehr variablen innern Längsmuskellage (Fig. 63 *ilm*), welche sich in die zwischen den Epitheleinfaltungen und der diese distal umspannenden Ringmusculatur frei bleibenden Räume einschiebt. Die innern Fasern der drei- bis fünffachen Lage der Ringmuskeln, welche ein mehrfach

verzweigtes System von unter einander zu einem lockern Netz verbundenen Ringfaserzügen darstellen, setzen sich mit ihrem einen Ende an die Aussenwand einer Aussenfalte, mit dem andern an die der benachbarten Falte an, so dass durch diese Ringfasern alle Aussenfalten des Epithels mit einander in Verbindung stehen. Die Contraction dieser Muskeln muss einerseits ein enges Zusammenschliessen der Divertikelwände bewirken und andrerseits die proximalen Leisten der der Darmaxe zugewendeten Falten gegen einander pressen bis zum vollständigen Verschwinden des centralen Hohlraums.

Die Querstreifung der Ringmuskeln ist besonders schön an Präparaten zu erkennen, welche mit Pikrinsäure und Boraxkarmin oder Säurefuchsin gefärbt wurden. Bei tiefer Einstellung erkennt man die Zwischenscheiben als dunkle Linien, an welche sich, nach beiden Seiten hin durch die Isotropen getrennt, welche hell erscheinen, die Querscheiben mit ihren dunklern Nebenscheiben anschliessen. Bei hoher Einstellung erscheint das Bild wie folgt: Die Zwischenscheiben liegen als helle Streifen zwischen den dunklen Isotropen. Zwischen je zwei Isotropen findet sich ein breites, helles Band, welches den Querscheiben mit den Nebenscheiben entspricht. Die äussere und die innere Längsmuskellage stimmen in ihrem optischen Verhalten mit den Ringmuskeln überein, so dass hier die gesammte Muscularis sich aus gleichartigen Elementen zusammensetzt. An den Längsschnitten der Ringmuskeln ist eine peripherische Sarkoplasmaschicht nicht immer mit genügender Sicherheit nachweisbar. Sie erscheint gelegentlich als eine zwischen die Fibrillen und das Sarkolemma eingeschobene äusserst feine hellere Linie, welche besonders dann gut erkannt werden kann, wenn im Zustand der Contraction das Sarkolemma seichte Falten bildet, welche denen an der Mitteldarmmusculatur an Mächtigkeit jedoch nicht entfernt gleichkommen. Die lang gestreckten Kerne, in deren Umgebung nicht selten ein schmaler Sarkoplasmahof zu sehen ist, liegen ziemlich unregelmässig bald mehr central, bald peripherisch. Im Querschnitt zeigen Ring- und Längsfasern dieses Darmabschnitts die gleichen Bilder wie die Ringmuskeln des Mitteldarms. Die Muskelsäulchen sind cylindrisch, nicht bandförmig wie an den Längsmuskeln des Mitteldarms. Die Längsstreifung tritt nur bei sehr starker Vergrösserung mit einiger Deutlichkeit hervor. — Bindegewebige Elemente werden zwischen der Sphinctermusculatur nur sehr spärlich angetroffen.

Bevor ich zu der Beschreibung des larvalen Dünndarms übergehe, habe ich noch auf den hintern Imaginalring näher einzugehen, welcher eine nur auf den Pylorusabschnitt beschränkte Bedeutung hat.

Der hintere Imaginalring.

An der Grenze zwischen dem Mitteldarm und dem Pylorusabschnitt des Enddarms liegt, wie bei *Hydrophilus*, der hintere Imaginalring, welcher morphologisch zu deutlich hervortritt, als dass an seiner thatsächlichen Existenz gezweifelt werden könnte. Diese Grenze markirt sich deutlich dadurch, dass die dicht gedrängt stehenden Kryptenschläuche des Mitteldarms fortfallen und das Epithel einen andern Charakter annimmt. Ferner stossen an dieser Stelle die verschiedenartig differenzirten Muskelfasern der beiden Darmabschnitte gegen einander, und dies spricht sich besonders deutlich durch den Gegensatz zwischen der complicirten und augenfälligen Querstreifung der Sphinctermusculatur und der schwachen, wenig hervortretenden der Mitteldarmmuskeln aus. Der Imaginalring (Fig. 65 *ai*) ist selbst der Anfangstheil des Enddarms und bildet eine Ringfalte, welche durch Längsfalten, wie der Pylorusabschnitt, in 6 Lappen zerlegt wird (Fig. 64 *iz*). Gegen den Enddarm einerseits, gegen den Mitteldarm andrerseits hebt sich der Imaginalring deutlich ab. Unterscheidet er sich durch das Fehlen der Krypten vom Mitteldarm, so grenzt sich das Epithel des Sphincterabschnitts (Fig. 65 *pep*) scharf von ihm ab durch den Besitz der häkchentragenden Chitinintima, während die Musculaturgrenze ihn in den Bereich des Enddarms mit einbezieht. Am innern Rande des Imaginalrings haben die Kerne epithelialen Charakter angenommen, und wir haben in ihnen das Analogon der Kryptenhalszellen. Hier und da lassen sich auch undeutliche Zellgrenzen erkennen. Immer aber unterscheiden sich auch diese Kerne einerseits von jenen des thätigen Mitteldarmepithels durch ihre blassere Färbung, welche durch die feinere Vertheilung ihrer Chromatinkörnchen bedingt ist, und andrerseits von den Epithelkernen des Sphincterabschnitts durch ihre lang gestreckte Gestalt und ihre stärkere Häufung innerhalb des ihnen zur Verfügung stehenden Bezirks. Nach innen werden diese Zellen, und das charakterisirt sie als Enddarmzellen, von einer feinen Chitinhaut gegen das Darmlumen abgeschlossen, welche als directe Fortsetzung der Intima des Pylorusabschnitts bei ihrem Uebertritt auf den Imaginalring ihre Häkchenbekleidung verliert. Durch ihre epitheliale Anordnung und durch die Ausscheidung einer schwachen Chitinhaut nähern sich die Randzellen des Imaginalrings den Zellen des Pylorusabschnitts, hinter welchen sie jedoch in der Specialisirung zurückbleiben, nachdem sie gleichsam einen Anlauf genommen haben, sich ebenso zu entwickeln wie jene. Durch eben diese

begonnene Differenzirung erheben sie sich andrerseits über die Stufe, auf welcher die übrigen Zellen des Imaginalrings stehen geblieben sind. Diese sind ebenfalls meistens durch den gegenseitigen Druck mehr oder weniger stark in die Länge gezogen und haben einen unregelmässig polygonalen Querschnitt. Die am meisten peripherisch gelegenen Kerne sind nicht selten rundlich oder oval geblieben, vermuthlich weil sie einem geringern Druck unterliegen als die innern Kerne. Die Zellen, welche mit der Intima nicht in Contact stehen, sind nach meiner Auffassung functionslos und entsprechen den Zellen des Kryptenfundus am Mitteldarm.

Die Basalmembran des Mitteldarms tritt mit einer äusserst feinen, nur nahe der Grenze noch erkennbaren Lamelle auf den Imaginalring über und lässt sich im weitern Verlauf nicht mehr nachweisen. Es scheint demnach, als hänge die ihrem Bau nach von ihr ganz verschiedene Basalmembran des Pylorusabschnitts nicht mit ihr zusammen. Letztere verschwindet gleichfalls kurz nach ihrem Uebertritt auf den Imaginalring.

Im Bereich des Pylorusabschnitts fand ich eine den ganzen Darm umhüllende, äusserst zarte „seröse Hülle". Ob sie auf den Mitteldarm übergeht, lässt sich nicht erkennen, denn sie liegt meistens der Musculatur eng an und tritt nur da hervor, wo sie von einem Muskelquerschnitt zum andern frei verläuft. Es ist möglich, dass sie, auf den Mitteldarm übertretend, sich durch enges Anschmiegen an das Sarkolemma der Längsfasern der Beobachtung entzieht. Nachweisbar ist sie am Mitteldarm nur ausnahmsweise und scheint öfter zu fehlen.

Die Einmündungen der Vasa Malpighii liegen auf gleicher Höhe mit dem Imaginalring. Jederseits nehmen 2 der 6 Falten einen etwas andern Charakter an und verlängern sich nach aussen zu einem kurzen Gang (Fig. 64 *vm*), dessen Ende (Fig. 66 *a*) das Malpighi'sche Gefäss (Fig. 66 *vm*) aufsitzt. Jedes Gefäss hat also seine besondere Oeffnung, durch welche es sein Secret in den Pylorusabschnitt ergiesst. Die Mündung der beiden rechten Vasa Malpighii gehören der dorsalen und ventralen seitlichen Aussenfalte an; links ist das Verhalten entsprechend. Zwischen jedes Paar schiebt sich dann dorsal und ventral eine mediane Aussenfalte ein, welche die beiderseits paarigen Mündungen von einander trennen. Die Mündungsöffnungen liegen derart auf der Grenze, dass das Epithel des Imaginalrings sich auf die vordere Hälfte des Mündungsschlauchs, das Pylorusepithel mit der Häkchenintima auf dessen hintere Hälfte fortsetzt. Aus der Reconstruction einer Serie von Längsschnitten durch den Mündungshals (Fig. 64 *vm*;

Fig. 66 *a*) erhält man folgendes Bild: Das im Bereich der Darmfalten gelegene enge und durchweg auf allen Präparaten mit dem Hohlraum des Darms communicirende Lumen des Halses erweitert sich distal mehr oder weniger erheblich, so dass der ganze Ausführungsgang eine flaschenförmige Gestalt annimmt, wenn man von seiner Krümmung absieht. Die Intima verliert sich distalwärts, so dass im Fundus der Flasche das Plasma nicht selten mit pseudopodienartigen Fortsätzen frei in das Lumen hineinragt. Hier treten deutliche Zellgrenzen auf welche sich proximalwärts mehr und mehr verlieren. Die Kerne sind reich an fein vertheiltem Chromatin und erscheinen vielfach stark gestreckt und der Krümmung der Wände entsprechend gebogen (Fig. 66 *a*). Das Zellplasma ist feinkörnelig. — Eine Complication seines Baues erhält nun dieser Flaschencanal dadurch, dass sein Boden, d. h. seine distale Wand gegen das Lumen zu von aussen nach innen eingestülpt wird, etwa wie der Boden einer Weinflasche. In diesen fast halbkugligen Hohlraum senkt sich das Malpighi'sche Gefäss derart ein, dass es unter proximalwärts fortschreitender Verjüngung sich schliesslich mit einer feinen Oeffnung am Grunde der Einstülpung in den Hohlraum der Flasche öffnet. Fig. 66 stellt einen Schnitt dar, welcher den Hals und das Gefäss in ihrem Zusammenhang in möglichst grosser Ausdehnung trifft. In Folge der Krümmung ist die Orientirung des Objects beim Schneiden derart, dass die enge Communicationsöffnung zwischen Gefäss und Ausführungsgang in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen wird; sehr schwierig und zur Klarstellung der Verhältnisse ist die Reconstruction der Serie unerlässlich. Ich war Anfangs im Zweifel, ob ein präformirter Porus an dieser Stelle überhaupt vorhanden sei, oder ob das Secret der Vasa Malpighii möglicher Weise durch die zellige Wand des Flaschenfundus hindurch diffundire. Es stellt sich nämlich der Nachweisung des Excretionsporus noch die Schwierigkeit entgegen, dass seine Wände fast immer eng gegen einander gepresst sind und durchaus keinen Zwischenraum zwischen sich erkennen lassen, für dessen Vorhandensein die hier fehlende Intima auch keinen Anhaltspunkt giebt. Schliesslich ergab aber eine Serie das Resultat, dass ein Porus unzweifelhaft vorhanden ist; denn ich fand ihn mit demselben Secret verstopft, welches die Vasa Malpighii enthalten und welches das Zusammenfallen der Wände verhindert hatte. Jeden Falls hat der Flaschenfundus, welcher den eigentlichen Ausführungsgang in sich aufnimmt, die Bedeutung eines Schliessers, welcher das continuirliche Ausfliessen der Harnsecrete wirksam verhindern kann; denn wenn auch hier keine besondere Ringmusculatur

entwickelt ist, so liegt dieser Abschnitt doch noch so vollständig im Bereich der Darmmuskeln, dass durch sie seine Compression mit bewirkt werden kann.

Die aus fasrigem Bindegewebe mit eingestreuten Kernen bestehende Scheide des Endabschnitts der Vasa Malpighii (Fig 64 u. 66 *bgw*) greift kappenartig über die distale Verbreiterung des Ausführungsgangs über, um sich im weitern Umkreis zwischen der Musculatur zu verlieren. Die Scheide liegt der auf das Gefäss sich fortsetzenden Basalmembran eng an und hebt sich nur an der ringförmigen Einschnürung etwas von ihr ab. Diese Einschnürung liegt da, wo der äussere Rand des Flaschenbodens das sich in diesen einsenkende MALPIGHI'sche Gefäss umfasst. Die äusserste Umhüllung bildet eine die Fortsetzung der serösen Hülle des Pylorusabschnitts darstellende Haut, welche an der hintern Circumferenz des Gefässes kräftiger entwickelt, an der vordern zarter erscheint und sich weiterhin bei ihrem Uebertritt auf die Musculatur allmählich der Beobachtung entzieht.

II. Der Dünndarm.

Der Dünndarm biegt nahe der Grenze zum Sphincterabschnitt nach vorn um und wendet sich dann wieder mit scharfer Biegung bis zu der Stelle zurück, an welcher er nach vorn umgebogen war. Die so entstandene Schleife wiederholt er nun noch einmal genau, indem er sie rückwärts verfolgt. Die so entstandene doppelte rückläufige Schleife bildet einen von den Vasa Malpighii dicht umflochtenen Knäuel, in welchen zahlreiche Tracheenverzweigungen eindringen. Aus diesem Knäuel tritt der Dünndarm frei heraus und verläuft noch eine Strecke weit gerade nach hinten, bevor er in das Rectum mündet. Die Einmündung liegt, soweit meine Beobachtung reicht, regelmässig links, so dass der Blinddarm auf die rechte Seite zu liegen kommt.

Der Dünndarm unterscheidet sich von dem Pylorusabschnitt

1) durch den Bau seiner Zellen und die Grösse seiner Kerne;

2) durch die Beschaffenheit seiner zarten, glatten Intima, welche nirgends die für den Pylorusabschnitt charakteristischen Häkchen trägt;

3) durch die geringere Entwicklung namentlich der Ringmusculatur.

Man vergleiche hierzu die Figg. 54 und 63, sowie die in Fig. 67 dargestellte Grenze zwischen beiden Darmabschnitten. Der Sphincter- oder Pylorusabschnitt geht nicht allmählich in den Dünndarm über, sondern beide stossen, scharf abgegrenzt und ihre Eigenart bewahrend,

an einander. Die Falten der Enddarmgrenze scheinen erst nach stattgehabter Abstossung der Häkchenintima in das Lumen des Pylorusabschnitts hineinzuragen.

Das Querschnittsbild des Dünndarms ist nicht an allen Stellen ganz gleich. Ich sehe hierbei von geringen Abweichungen in der Form der Falten ab und spreche nur von dem Unterschied, welcher aus dem Vergleich der Figg. 54 und 55 zu erkennen ist. Die 4 Querschnittsbilder, welche ein Schnitt durch die Schleife ergiebt, stellen sich zur Hälfte dar, wie es in der Fig. 55, zur andern Hälfte, wie es in der Fig. 54 wiedergegeben ist. Das Bild Fig. 54 treffen wir im vordern und hintern Dünndarmabschnitt; die mittlere Partie zeigt dagegen das Querschnittsbild Fig. 55. Der Vergleich lässt eine vollkommene Uebereinstimmung in allen wesentlichen Stücken erkennen. Der Unterschied besteht nur darin, dass in der mittlern Partie des Dünndarms 6 tiefe Längsfalten zur Ausbildung kommen und das Epithel niedriger erscheint als am Anfang und Ende, wo nur 3 Längsfalten entwickelt sind. An den Grenzen gehen beide Formen continuirlich in einander über. Physiologisch können wir also den ganzen Dünndarm als einheitliches Organ auffassen, weil eine als wesentlich zu betrachtende histologische Differenzirung nach zwei verschiedenen Richtungen hin in seinem ganzen Verlauf nicht auftritt.

Der Bau der Darmwand ist relativ einfach. Ein mehr oder minder hohes, von grossen Zellen gebildetes Epithel ruht auf einer zarten, aber deutlich erkennbaren Basalmembran und scheidet nach dem Darmlumen zu eine ebenfalls zarte Intima ab, welche dasselbe optische Verhalten zeigt wie die Basalmembran. Zellgrenzen konnte ich an dem thätigen Epithel der erwachsenen Larve nicht auffinden. Sie sind möglicher Weise verdeckt durch eine unverkennbare dichte, sehr zarte Streifung des Zellplasmas senkrecht zur Basalmembran. Die grossen, runden oder ovalen Kerne liegen gewöhnlich der Basalmembran näher als der Intima. Nach Anwendung der Van Gieson'schen Färbung zeigen die zahlreichen, ziemlich fein vertheilten Chromatinkörnchen eine tief dunkle Farbe, ebenso 1 (bis 3) grösseres, central oder subcentral gelegenes (Paranuclein?-)Klümpchen. Der Rest des Kerns erscheint intensiv roth, während das umgebende Zellplasma matt rosa erscheint und etwas Pikrinsäure aufnimmt. Färbt man nur mit Hämatoxylin und Säurefuchsin, so wird zwar das Plasma ebenfalls, doch nie so leuchtend roth wie der Kern. Eine Membran, welche den Kern vom Plasma abgrenzt, lässt sich nicht nachweisen.

Die Musculatur des Dünndarms besteht aus einer äussern Längs- und innern einfachen Ringmuskellage. Innere, in die Längsfalten des Epithels sich einschiebende Längsfasern fehlen. Die Längsmuskeln sind in der Regel auf sechs Gruppen von je 2—5 Fasern vertheilt und entsprechen der Lage nach den äussern Faltenwänden. Die Querstreifung ist ebenso wie im Pylorusabschnitt.

An der Grenze zum Rectum wird die Ringmusculatur etwas kräftiger, um einen sichern hintern Verschluss des Dünndarms zu bewirken. Dieser verhindert einmal das vorzeitige Uebertreten noch resorbirbarer Stoffe in das Rectum und ferner den Rücktritt der Faeces in den Dünndarm. Letztere sammeln sich daher in dem sehr dehnbaren Coecum an.

Eine zarte seröse Hülle ist an Längsschnitten meist nachweisbar.

III. Rectum und Blinddarm.

Das Epithel des Dünndarms setzt sich jenseits der durch die verstärkte Ringmusculatur bezeichneten Einmündung zunächst noch continuirlich in den erweiterten Abschnitt des Rectums fort. Sehr bald aber nehmen die Kerne an Grösse ab, das gesammte Epithel an Höhe, und die Intima verstärkt sich beträchtlich. Nicht fern von dem Punkt, an welchem Dünndarm, Rectum und Coecum in einander übergehen, zeigt das Rectum schon den charakteristischen, in Fig. 53 dargestellten Querschnitt. Die Faltenbildung ist stark und unregelmässig, so dass sich ein bestimmter wiederkehrender Grundplan nicht mehr erkennen lässt. Analwärts wird sie mit der abnehmenden Lumenweite des Rectums immer einfacher. Nahe dem After entspricht das Querschnittsbild der Fig. 52. Die Darmwand ist relativ dünn und durchsichtig und besteht hauptsächlich aus einer kräftigen Chitinintima. Dieser liegt aussen eine plasmatische Haut auf, deren Stärke in geringem Grade wechselt, regelmässig aber hinter der Dicke der eingestreuten Kerne zurückbleibt. Die kernhaltige Plasmahaut stellt den Rest des ursprünglichen Epithels des Rectums dar, soweit es sich nicht in das Chitin der Intima umgewandelt hat. Ich will hier gleich bemerken, dass es sich in diesen Resten nicht um embryonale Zellen handelt, deren Kerne sich erhalten, um später das imaginale Rectum zu liefern, wie ich es in meiner ersten Arbeit bei *Hydrophilus* für wahrscheinlich hielt. Vielmehr gehören diese Kerne thätig gewesenen Zellen an, wenn auch deren Thätigkeit in nichts anderm bestanden hat, als die Hauptmasse ihres Plasmas in Chitin zu verwandeln. Dass aber von diesen Kernen, nachdem sie eine chemische (?) Umwandlung

und Umlagerung ihrer chromatophilen Stoffe erfahren haben, bei *Hydrophilus* so gut wie bei *Cybister* die Neubildung des Rectums ausgeht, ohne dass sich irgend welche andern präformirten Elemente etwa in Gestalt imaginaler Zellen daran betheiligen, ist richtig. Ein Imaginalring fehlt dem Rectum und Coecum vollständig. Die Kerne des Plattenepithels liegen in ziemlich regelmässigen Abständen von einander. Ihr Chromatin erscheint in Form isolirter, nicht sehr zahlreicher Körnchen. Das Achromatin färbt sich mit Säurefuchsin leuchtend roth.

Der histologische Bau des Coecums stimmt im Wesentlichen mit dem des Rectums überein. Nur zeigt der Blinddarm meist einen annähernd kreisförmigen Querschnitt und schwach entwickelte secundäre Längsfalten. Die primären Längsfalten springen radiär gegen die Darmaxe vor und liegen dicht gedrängt in grosser Anzahl neben einander. In Folge dieses Baues ist das Coecum in noch höherm Grade ausdehnungsfähig als das Rectum. Wie in seiner Länge, so variirt der Blinddarm auch hinsichtlich der Beschaffenheit seines distalen Endes. Dieses ist bald abgerundet, bald läuft es in einen dünnen, oft ziemlich langen Fortsatz aus. Zum Theil erklärt sich dieses wechselnde Verhalten zwar aus dem Füllungszustand dieses Darmabschnitts; die Regel scheint jedoch eine allmähliche distalwärts vorschreitende Verjüngung zu sein, mit welcher eine Verminderung der Faltenbildung Hand in Hand geht. Auch trifft man am distalen Ende häufig eine grössere Anzahl von Kernen an, welche hier und da kleine Gruppen bilden, in welchen 2—3 Kerne dichter neben einander liegen als sonst im Rectum und Coecum.

Die Musculatur besteht aus einer kräftigen Ringmuskellage, welche im Coecum stärker entwickelt ist als im Rectum, und einer variablen Anzahl von Längsfasern von zum Theil erheblicher Stärke. Die Längsfasern lassen bei grosser Variabilität ihrer Anordnung im Einzelnen doch allgemein einen Grundplan erkennen, welcher sich eng an die Verhältnisse im Dünndarm anschliesst. An manchen Objecten findet man regelmässig sechs Gruppen von je meist nicht über 5 Längsfasern. Die Zwischenräume zwischen diesen Fasergruppen, welche übrigens einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle entbehren, bleibt ganz frei von Längsmuskeln. Im andern Extrem lassen sich kaum noch solche durch stärkere Fasern angedeuteten Hauptgruppen deutlich erkennen, und die Längsmuskeln zerstreuen sich um die ganze Peripherie des Rectums und Coecums ohne jede Regelmässigkeit. Zwischen diesen beiden Extremen finden sich nun alle möglichen

Uebergänge, durch welche der recht erhebliche Unterschied in der Anordnung und Anzahl der Längsfasern ausgeglichen wird. Der feinere Bau der Muskeln, ihre Streifung etc. stimmt mit jenen des Pylorusabschnitts und des Dünndarms überein.

Ich habe bei der Beschreibung der Oesophagusmusculatur auf eine Anzahl innerhalb der Fasern an der Innenseite des Sarkolemmas gelegener Kerne hingewiesen, welche sich von den gewöhnlichen Muskelkernen unterscheiden. Als ich am Enddarm nach ähnlichen Kernen suchte, fand ich im Rectum in der Musculatur überall nur die gewöhnlichen lang gestreckten Kerne. Im Bereich des Coecums aber traten ganz ähnliche differente Kerne in der Musculatur auf wie am Oesophagus. Sie liegen meistens einzeln oder zu zweien, sehr selten zu 3—4 neben einander an der Innenseite des Sarkolemmas, welches sie ein wenig nach aussen vorwölben können, und unterscheiden sich von den lang gestreckten, blassen, in der Regel im centralen Sarkoplasma gelegenen Muskelkernen einmal durch ihre rundliche Gestalt und zweitens durch die intensivere Färbung, welche ihr Auffinden sehr erleichtert. Anfangs war es mir nicht ganz klar, weshalb diese Kerne, welche ich ebenso aufzufassen geneigt war wie die analogen in der Oesophagusmusculatur, nur an der Muscularis des Coecums aufträten und am Rectum ganz fehlten. Doch lehrt die Beobachtung der weitern Entwicklung, dass das Rectum bei der Larve länger ist als bei der Imago und also eine Vermehrung der Muskelelemente nicht stattfindet, das Coecum dagegen stets etwas, zuweilen aber sehr erheblich zu wachsen scheint und dass die Kerne durch ihre Theilungen ein schnelles Wachsthum ermöglichen.

Die Neubildung des Pylorusabschnitts.

Die ersten Veränderungen im Pylorusabschnitt zeigen sich erst, nachdem die Abstossung des larvalen Mitteldarmepithels stattgefunden hat. Letzteres dringt zuweilen in geringen Massen in den Pylorusabschnitt ein (Fig. 67—69 *cl*), um dort zwischen den Längsfaltenwänden langsam aufgelöst zu werden. Häufig aber ist der Verschluss gegen den Mitteldarm schon vollendet, bevor Theile des abgestossenen Epithels in den Pylorusabschnitt einzudringen Gelegenheit gefunden haben. Der Abschluss der vordern Enddarmgrenze gegen den Mitteldarm kommt in der Weise zu Stande, dass die 6 Faltenzipfel des Imaginalrings sich nach hinten verschieben derart, dass ihre ursprünglich nach vorn gerichteten Ränder sich in der Darmaxe gegen einander legen. Ihr früherer Vorderrand wird hierdurch zum Innenrand, ihr

Hinterrand zum Aussenrand und ihr Innenrand zum Hinterrand. Die 6 Falten des Imaginalrings hängen also zipfelartig nach hinten in das Lumen des Pylorusabschnitts hinein (Fig. 67 *ai*). Gleichzeitig erfährt der Darm an dieser Stelle eine stärkere Auftreibung. Im ganzen Pylorusabschnitt beginnt das Epithel sich von der Häkchenintima zurückzuziehen und gewinnt hierbei ein etwas seniles Aussehen, ohne sich jedoch aufzulösen oder abgestossen zu werden. Die Intima kann der Einschrumpfung ihrer plasmatischen Matrixschicht nur bis zu einer gewissen Grenze folgen und hebt sich, zunächst die Form der ursprünglichen Faltung bewahrend, vollständig von dieser ab, ohne an irgend einer Stelle zu zerreissen (Fig. 70 *i*). Erst später (Fig. 67) knittert sie sich mehr zusammen und zeigt auf Schnitten oft grössere Flächen, welche stets durch ihren Häkchenbesatz kenntlich sind. Hier und da reisst ein Fetzen des Epithels mit einigen Kernen ab und findet sich dann später zwischen den Falten der Intima.

Das continuirliche Zurückweichen des Epithels führt schliesslich zu einer starken Reduction der Falten, wenngleich der hexagonale Bau stets erhalten bleibt und die einfache Ringform auf keinem Stadium erreicht wird. Von dieser Reduction der Falten bleibt nur der Imaginalring unberührt, in dessen ganzem Umfang eine mehr oder minder starke Vermehrung der Kerne beobachtet wird. Kerntheilungsfiguren fand ich nicht, doch machen es die Verhältnisse am vordern Imaginalring wahrscheinlich, dass die Vermehrung der Kerne auch hier auf dem Wege der Mitose erfolgt. Weil aber der Pylorusabschnitt nur wenig wächst, ist auch die Proliferation der Kerne eine sehr viel geringere als im Oesophagus. Hier sei gleich bemerkt, dass durchaus keine Einwanderung imaginaler Kerne über die Grenze des Pylorusabschnitts hinaus in den Dünndarm beobachtet wird. Während der Proliferation erfahren die Kerne eine geringe Veränderung. Indem sie nur wenig und nur zum Theil kleiner werden, wird die Anzahl der Chromatinkörnchen grösser. Beträgt ihre Durchschnittszahl in den ruhenden Kernen 9, so lassen sich an den proliferirenden im Mittel 20 zählen. In Folge dessen erscheinen sie dunkler und unterscheiden sich sehr deutlich auch von den Kernen des alten Epithels. Bei dem stetigen Zurückweichen der Epithelfalten berühren schliesslich die äussern Faltenwände einander, indem der zwischen ihnen gelegene Raum schwindet und die in diesem ursprünglich (Fig. 63 *ilm*) gelegenen Längsmuskelfasern mehr und mehr nach aussen verlegt und an die Ringfasern herangedrängt werden (Fig. 69). Sobald die vollständige Apposition der Basalmembranpartien erfolgt ist, wird diese

zwischen den Faltenwänden einheitlich und nimmt entsprechend der Verkürzung der Falten an Ausdehnung ab. Ist diese Verkürzung bis zu ihrem Maximum vorgeschritten, so sehen wir die Zellen des Imaginalrings gegen das larvale Epithel hin vorrücken und sich, ohne sie zu zerstören oder aus ihrer Lage nach innen zu verdrängen, ihnen zugesellen. Dabei werden die larvalen Zellen comprimirt und nehmen häufig eine so hoch cylindrische Form an, dass die Kerne einander ausweichen müssen. Von einer Auflösung des larvalen Epithels konnte ich durchaus nichts bemerken, und auch eine nur partielle Abstossung liess sich nirgends constatiren, nachdem sich die geringen Lücken geschlossen haben, welche die mit der Intima losgerissenen Epithelfetzen hinterlassen.

Anfangs lassen sich bei dem Vergleich des vordern mit dem hintern Pylorusabschnitt die imaginalen Kerne von den larvalen noch leicht unterscheiden (Fig. 68—70), gehen aber stets ohne scharfe Grenze allmählich in einander über. Später kann man indessen in dem Pylorusepithel larvale und imaginale Elemente nicht mehr unterscheiden, weil die larvalen Kerne mehr und mehr das Aussehen der imaginalen annehmen. Dabei kommt es nur in sehr geringem Umfang zu einer senilen Degeneration, deren Producte man gelegentlich zwischen den Kernen findet. Die regenerirten Kerne, in deren Umgebung sehr bald deutliche Zellgrenzen auftreten, sind oval und in der Richtung der längsten Axe der hoch cylindrischen, häufig in Anpassung an den Druck gebogenen Zellen gestreckt. Das Verhalten des Chromatins unterliegt zunächst keiner weitern Veränderung. Die Zellgrenzen treten zuerst in der basalen Partie des Epithels auf. Das Zellplasma hat ein dichtes, körneliges Gefüge. Bald wird eine neue, glatte Intima gebildet.

An manchen Objecten finde ich den Imaginalring etwas nach hinten gerückt und von der Mitteldarmgrenze durch eine wechselnde Anzahl kleiner Querfalten getrennt. Ganz ähnliche Verhältnisse führen am Vorderdarm zur Bildung des Oesophagusstiels. Gleichzeitig hat der Imaginalring an Ausdehnung verloren, weil das ihn bildende Material zum Theil nach hinten gewandert ist. Er hat jetzt wieder eine ähnliche Form wie in Fig. 65 und somit die ursprüngliche relative Lage seiner Ränder wiedergewonnen, welche wir in Fig. 67 in der beschriebenen Weise verschoben sahen.

Die Musculatur lässt noch keine deutlichen Spuren des Verfalls erkennen, wenngleich die Streifung nicht mehr so deutlich hervortritt

wie bei der noch fressenden Larve und die Affinität zu Säurefuchsin zugenommen hat.

Die Regeneration des Pylorusabschnitts gestaltet sich also bis zum Schluss der Larvenperiode in der Weise, dass nach Abstossung der Intima die larvalen Epithelzellen eine Umwandlung ihrer Substanz erfahren, welche von vorn nach hinten fortschreitet und ihren Anstoss erhält durch die Proliferation und das Vorrücken (analwärts) der Zellen des Imaginalrings.

Der Pylorusabschnitt während der Puppenperiode.

Bei der Larve, welche eben im Begriff ist, die letzte Larvenhaut abzuwerfen, um in das Puppenstadium überzutreten, sehen wir statt der abgeworfenen larvalen Häkchenintima eine zarte hyaline Intima gebildet, welche der Häkchenbewaffnung durchaus entbehrt und, da sie später bei dem Beginn der Regenerationsvorgänge im Epithel, welche die Entwicklung des imaginalen Darms aus dem Puppendarm bezeichnen, abgeworfen wird, nur eine provisorische Bildung darstellt. Die Zellen des Epithels sind cylindrisch, ihre Grenzen meist undeutlich, ihr Plasma dicht und körnelig und von blass gelblicher Färbung. Die Kerne fallen, wie ein Vergleich der Fig. 71 mit Fig. 67 und 68 deutlich macht, durch ihre comparativ sehr helle Färbung auf. Ihr achromatischer Inhalt ist kaum blass röthlich tingirt und erscheint heller als das Zellplasma. Die verhältnissmässig grossen Nucleinkörperchen sind mit Vorliebe peripherisch gelagert.

Die zarte Basalmembran ist schwer nachzuweisen, hat sich aber erhalten. Die Musculatur färbt sich auf diesem Stadium blass gelb bis röthlich, das Sarkolemma roth. Letzteres tritt nicht überall mit gleicher Deutlichkeit hervor. Die Längs- und Querstreifung ist verwischt und nur stellenweise noch deutlich erkennbar; wo sie durchaus fehlt, ist das Myoplasma körnelig und mehr röthlich gefärbt. Leukocyten sind in sehr geringer Anzahl zwischen den Muskelfasern anzutreffen, doch hat eine irgend bemerkenswerthe Einwanderung freier Zellen nicht stattgefunden. Die Muskelkerne sind chromatinreich, ihr Achromatin fast ungefärbt oder ganz farblos. Kerntheilungsfiguren fehlen und ebenso senile Kerne. Wie wir im Weitern sehen werden, erleidet auch im Pylorusabschnitt die Musculatur eine der eigentlichen und tiefer greifenden Regeneration, welche die Bildung der imaginalen Muskeln herbeiführt, vorausgehende, weniger tief greifende Umbildung, welche in den letzten Tagen der Larvenperiode schon eingeleitet und in den ersten 3—6 Tagen der Puppenperiode zu Ende geführt wird.

Bei einer 24 Stunden alten Puppe sehen wir die Grenzen zwischen den cylindrischen Epithelzellen deutlich hervortreten, während ihr Plasma sich roth färbt. Ebenso erscheint das Achromatin der Kerne intensiv roth. Zwischen den zahlreichen Nucleinpartikelchen treten meist mehrere grössere Paranucleinklümpchen auf, ein Anzeichen dafür, dass die Kerne zur Vorbereitung für die Theilung ihren Chromatininhalt vermehren. — Die Basalmembran tritt jetzt durch ihre rothe oder intensiv gelbe Färbung deutlicher hervor.

Die Muskeln haben ein entschieden seniles Aussehen. Ihr Sarkolemma färbt sich röthlich, der Faserinhalt theils intensiv gelb, theils mehr röthlich. Die Querstreifung scheint durchaus zu fehlen; es gelang mir bei einer Reihe gleichaltriger Objecte nicht, sie aufzufinden. Dies vollständige Fehlen der Streifung ist darum auffallend, weil sie bei wenig ältern Puppen sich wieder in grösserer oder geringerer Ausdehnung nachweisen lässt. Dagegen sind die Fibrillen häufig noch deutlich zu erkennen, wenngleich auch sie stellenweise vollständig fehlen. Die Muskelkerne erscheinen theils leuchtend roth, theils blasser und sind im letztern Fall im Besitz eines grössern Chromatinklümpchens, dessen Natur als Paranuclein nicht mit genügender Sicherheit erkannt werden kann, aber wahrscheinlich ist. Senile Kerne scheinen ganz zu fehlen.

In dem beschriebenen Zustand verharrt der Pylorusabschnitt fast unverändert bis zur Vollendung des Puppenepithels im Mitteldarm. Wir sehen nun nicht, wie erwartet werden könnte, die Umbildungsvorgänge im Pylorusabschnitt zu der gleichen Zeit an ihr vorläufiges Ziel gelangen wie im Mitteldarm. Vielmehr bleibt in allen Objecten, an welchen ich die Entwicklung des Mitteldarms studirte, der Pylorusabschnitt ungefähr 24 Stunden hinter jenem in seiner Entwicklung zurück. Es gewinnt somit den Anschein, als nehme die Ausbildung des Puppenepithels im Mitteldarm den Organismus derart in Anspruch, dass erst nach dessen Vollendung sich auch der Pylorusabschnitt bis zu der entsprechenden Stufe entwickeln kann. Während der Mitteldarm der Puppe fertig gebildet ist, hat sich im Pylorusabschnitt die zarte, provisorische Intima abgehoben. Im Pyloruslumen liegen senile Kerne in allen Stadien der Degeneration, welche aus dem Mitteldarm stammen, der jetzt, wie schon erwähnt, mit dem Enddarm communicirt. Die Zellen des Pylorusepithels sind noch cylindrisch, aber merklich niedriger als früher. Ihr Plasma besitzt eine starke Affinität zu Säurefuchsin, und die Zellgrenzen sind verwischt. Die Kerne färben

sich theils fast roth, theils etwas heller; senile Kerne lassen sich sehr vereinzelt nachweisen. Die Basalmembran färbt sich roth.

Die Muskelfasern haben zum grössten Theil einen von dem roth gefärbten Sarkolemma umschlossenen streifig-körneligen Inhalt. Querstreifung fehlt fast durchweg, nur ganz vereinzelt erscheinen die Fasern fast unverändert, sind dann gelb gefärbt, und die Querstreifung ist einfach. Im Allgemeinen sind die Fasern röthlich, zum Theil mehr gelblich. Die Kerne sind theils blass und arm an Chromatin, theils dunkel und chromatinreich, mit Paranucleinklümpchen versehen. Senile Kerne finden sich in sehr geringer Anzahl vor.

Am Tage nach der Vollendung des Mitteldarmepithels bei der Puppe macht das Pylorusepithel einen jugendlichen, frischen Eindruck. Eine zarte, roth gefärbte provisorische Intima hat sich gebildet. Die Zellen haben scharfe, gleich der Intima roth gefärbte Grenzen und sind höher cylindrisch als am vorhergehenden Tage. Das Plasma besitzt ein dichtes körneliges Gefüge und färbt sich blass röthlichgelb. Die Basalmembran erscheint kräftiger entwickelt als die Intima und färbt sich roth. Die Grösse der Kerne beträgt $^1/_3$ der Zellenhöhe; sie heben sich mit deutlichen, roth gefärbten Contouren vom Zellplasma ab. Ihr Inhalt besteht aus sehr zahlreichen grössern und kleinern, wie es scheint, gleichartigen Chromatinpartikelchen, welche in die blass röthliche achromatische Substanz eingebettet sind. Senile Kerne fehlen ganz und Kerntheilungsfiguren lassen sich nicht nachweisen.

Auch die Musculatur hat auf diesem Stadium ein entschieden jugendliches Aussehen. Der Inhalt der von dem rothen Sarkolemma umschlossenen Fasern färbt sich gelb. Fibrillen und einfache Querstreifung sind in ziemlich beträchtlicher Ausdehnung nachweisbar. Die Kerne erscheinen meist blass, ihr Achromatin ist farblos oder schwach gefärbt. Zwischen den fein vertheilten Nucleinpartikelchen liegen einige grössere, mehr röthliche Paranucleinklümpchen. Senile Kerne und Mitosen fehlen.

In diesem Zustand würde der Pylorusabschnitt als Puppenpylorus bezeichnet werden können. Sein Epithel hat sich unter Betheiligung der Zellen des Imaginalrings verändert, die Larvenintima ist abgestossen und durch eine neue glatte Intima ersetzt. Die gesammte Form des Querschnittsbildes steht der imaginalen weit näher als der larvalen. Auch die Musculatur erscheint im Zustand der Functionsfähigkeit, nachdem sie eine vorübergehende Veränderung erlitten hat. — Wir werden nun im Folgenden sehen, wie der Pylorusabschnitt sich zu seiner definitiven imaginalen Gestalt entwickelt.

Die erste Veränderung zeigt sich an den Kernen des Epithels und besteht darin, dass die Verschiedenheit des Chromatininhalts deutlich hervortritt, d. h. es zur Bildung von Paranucleinschollen kommt. Darauf gehen die Falten des Epithels stark zurück, und während ihrer Abflachung löst sich die Intima vom Epithel los und bleibt zunächst noch unter Beibehaltung ihrer ursprünglichen Form im Lumen liegen. Gleichzeitig reissen sich einige kernhaltige Plasmatheilchen vom Epithel los, welches sich unter ihnen wieder schliesst. — Wir sehen hier also einen ganz analogen Vorgang die Entwicklung des imaginalen Pylorus einleiten, wie wir ihn bei dem Beginn der Umwandlung des larvalen Pylorus in den der Puppe kennen gelernt haben. Mit der fortschreitenden Abflachung der Falten sind die Epithelzellen niedriger geworden, aber im Allgemeinen cylindrisch geblieben. Die Zellgrenzen sind nicht mehr deutlich, das Zellplasma erscheint unverändert blass roth, die Basalmembran roth. Die blassen Kerne heben sich mit deutlichen roth gefärbten Contouren von dem Zellplasma ab und enthalten fein vertheiltes Nuclein und einige grössere Schollen. Ihr Achromatin ist blasser gefärbt als das Zellplasma. Senile Kerne finden sich in geringer Menge, während Kerntheilungen noch nicht constatirt werden können. Die senilen Kerne lassen sich möglicher Weise aus den veränderten und ungünstigen Druckverhältnissen erklären, welche aus dem Zurückgehen der Falten resultiren.

An den Muskeln erscheint das Sarkolemma roth bis rothviolett. Der Inhalt ist theils gelb und fibrillär mit theilweise noch deutlicher einfacher Querstreifung, theils körnelig und röthlich tingirt. Die Kerne besitzen meist nur ein grösseres Chromatinklümpchen und erscheinen etwas dunkler als die Epithelkerne. Senile Kerne werden nur sehr vereinzelt angetroffen, und Mitosen fehlen.

Wir sehen nun fernerhin die Epithelfalten soweit zurückgehen, dass im vordersten Abschnitt des Pylorus die Basalmembran im Querschnitt kreisförmig erscheint und nur 6 kurze Epithellappen ins Lumen hineinragen. Weiter hinten fehlen auch diese, und der ganze Querschnitt ist einfach ringförmig. Das Epithel hat eine neue, zarte provisorische Intima gebildet. Die namentlich in den innern Zipfeln stark gestreckten Zellen sind stets cylindrisch und haben meist scharfe, roth färbbare Grenzen. Das Zellplasma färbt sich blass röthlich. Die Kerne sind nur noch schwach röthlich getönt, liegen dicht gedrängt, aber scharf gegen einander und gegen das Zellplasma abgegrenzt und sind nur im Bereich der Zipfel länglich, sonst rundlich. Sie sind reich an Chromatin, das Nuclein ist fein vertheilt, und die grössern Schollen

zeigen in ihrer Farbstoffreaction das Verhalten des Nucleins. Die Kernvermehrung hat begonnen. Sie tritt am 9. Tage der Puppenperiode zuerst auf. Die karyokinetischen Theilungsfiguren liegen in nicht erheblicher Anzahl nach innen von der Kernreihe. Senile Kerne treten recht vereinzelt auf.

Während der Proliferation im Epithel finden wir in den röthlich oder gelblich tingirten Muskelfasern, welche von dem überall noch deutlich erhaltenen rothen Sarkolemma umschlossen werden, vielfach noch deutliche Fibrillen, während die Querstreifung fehlt. Die Kerne sind nur zum Theil stark gestreckt und dunkel gefärbt. Meistens gleichen sie den Epithelkernen, doch stehen sie an Chromatinreichthum hinter ihnen zurück. Kerntheilungsfiguren lassen sich sowohl an den Ring- als auch an den Längsfasern in geringer Anzahl nachweisen. Die Anzahl der senilen Kerne ist ebenfalls nur gering. Eine Einwanderung von Leukocyten wird nicht beobachtet.

Während die Kernvermehrung im Pylorusabschnitt fortdauert, ohne jedoch jemals auffallend stark zu werden, verschwinden auch die innern Zipfel in der vordern Partie, indem sich ihr Zellenmaterial gleichmässig auf der Basalmembran ausbreitet und nur sechs schwache, vom Lumen her eindringende Einschnitte den Epithelschlauch in ebenso viele gleichartige Partien zerlegen.

In die Musculatur, welche jetzt stark reducirt erscheint und deren Fasern uns in Gestalt dünner, lang ausgezogener, kernhaltiger Fäden entgegen treten, an welchen sich kaum noch Spuren eines Sarkolemmas erkennen lassen, sind einzelne Fettzellen eingewandert, welche sich ebenso verhalten, wie es am Oesophagus beobachtet werden konnte. Die Färbung der Muskelfasern ist durchaus roth. Pikrinsäure wird gar nicht mehr aufgenommen. Während durch die Erweiterung des Lumens im hintern, einfach schlauchförmigen Pylorusabschnitt am Ende der Zellenproliferation die deutlich begrenzten Zellen des Epithels so niedrig werden, dass sie theilweise fast cubische Gestalt annehmen, erfahren die Muskeln eine noch weitere Reduction in ihrer Gesammtmasse. Von den Fasern scheinen einige thatsächlich vollkommen aufgelöst zu werden, doch sind an ihrer Auflösung nachweislich keine Phagocyten betheiligt. Die Anzahl der senilen Kerne wird weder in den Muskeln noch im Epithel jemals auffallend gross.

Die weitere Entwicklung des Pylorusepithels gestaltet sich sehr einfach. Während die durch die sechs Einschnitte stets wenigstens andeutungsweise vorhandenen Falten sich wieder bilden und so tief werden, dass die innersten Faltenränder einander berühren, wird die

älteste Lamelle der imaginalen Intima gebildet. Zugleich nehmen alle Zellen wieder ihre ursprüngliche hochcylindrische Gestalt an, sind durch deutliche Grenzen von einander geschieden und ihr Plasma erscheint weniger dicht und blass röthlich tingirt. Die Kerne sind relativ klein; ihre Vermehrung hat schon aufgehört, während das Epithel noch faltenlos war, und die senilen Kernreste sind resorbirt.

In der Musculatur findet keine Vermehrung der Fasern statt. Vielmehr erscheint sie weniger kräftig entwickelt als bei der Larve und der jungen Puppe, ein Umstand, welcher sich aus dem Verschwinden eines Theils der Fasern erklärt, welche durch die schwache Proliferation in den persistirenden Fasern nicht wieder ersetzt werden. Zur Bildung einkerniger Spindelfasern kommt es nach meiner Erfahrung im Bereich des Pylorusabschnitts auf keinem Stadium. Nachdem in den Residuen der ursprünglichen Fasern karyokinetische Vermehrung der Kerne stattgefunden hat, nehmen diese an Stärke allmählich wieder zu, und die Längs- und Querstreifung, die Fibrillen und das Sarkolemma treten in derselben Weise auf wie in der Muscularis der bereits beschriebenen Darmabschnitte.

Damit ist die imaginale Entwicklungsstufe schon in allen wesentlichen Stücken erreicht, und wir sehen bei der Imago (Fig. 72) die glatte Intima, welche vorn und hinten schwach bleibt und sich dunkel gelb färbt, in den mittlern Partien durch die Ausbildung mehrerer jüngerer, blass roth sich färbender Lamellen verstärkt. Der Häkchenbesatz fehlt vollkommen. Die deutlich begrenzten Epithelzellen sind cylindrisch und nur da, wo zur Bildung der verdickten Intima ein grösserer Theil ihres Plasmas verbraucht worden ist, nahezu cubisch. Ihr Plasma hat nirgends mehr das dichte körnelige Gefüge, welches während der Regeneration beobachtet wurde, und färbt sich blass gelb und nur noch stellenweise blass röthlich. Die elliptischen Kerne liegen etwa in der Mitte der Zellen, ihr fein vertheiltes, blau gefärbtes Chromatin und mehrere grössere Klümpchen liegen in dem blass rothen Achromatin. — Die ziemlich zarte Basalmembran, welche sich von vorn herein an der neu auftretenden Faltenbildung betheiligt hat, färbt sich meistens stark gelb, an andern Objecten jedoch roth. Zwischen ihre Falten dringen die Längsmuskelfasern ein, füllen jedoch den nach aussen von den Ringfasern begrenzten Raum häufig kaum zur Hälfte und niemals ganz aus. Das Sarkolemma färbt sich rothviolett, die Fibrillen intensiv gelb, das Sarkoplasma blass gelb oder gar nicht. Die im Vergleich zu der Pylorusmusculatur der Larve recht schwache und einfache Querstreifung deutet gleich dem Verlust

der Häkchenintima auf eine veränderte Function dieses Darmabschnitts hin. Die seröse Hülle wird während der Regeneration resorbirt und bei der Imago nicht neu gebildet.

Die Regeneration des Dünndarms.

Auch die Regeneration des Dünndarms beginnt damit, dass sich die Falten ausgleichen, nachdem der Darm vollständig entleert worden ist. Indem sich das Epithel unter gleich näher zu erörternden Veränderungen zurückzieht, so dass man schliesslich einen annähernd ringförmigen Querschnitt erhält, wird die Intima abgeworfen und bleibt zunächst im Lumen liegen. In der Regel lösen sich Zellen mit Kernen nicht vom Epithel los, doch kommt es gelegentlich vor, dass allmählich kleiner werdende Kerne in grösserer Anzahl in das Lumen des Dünndarms gelangen, um hier dem Untergang anheim zu fallen. Da dieses Vorkommen von Kernen im Darmlumen, welche bei langsamem Zerfall ein von ihrem ursprünglichen sehr abweichendes Aussehen zeigen, nur ausnahmsweise beobachtet wird, bin ich überzeugt, dass es sich um anormale Vorgänge handelt oder auch die Kerne aus dem Mitteldarm oder Pylorusabschnitt vorzeitig in den Dünndarm gelangen können. Aber für die Beurtheilung der Regeneration des larvalen Epithels ist es von Bedeutung, ihre Geschichte genau zu kennen, weil man sie sonst für heterogene Eindringlinge ansehen kann, welchen eine active Rolle bei der Auflösung des larvalen Epithels zufalle. Analog den Verhältnissen bei *Hydrophilus*, wo ich eine fortschreitende Häufung solcher Kerne beobachtete und sie für eingedrungene Phagocyten hielt, glaubte ich sie auch bei *Cybister* finden zu müssen. Aber erst nachdem ich eine unverhältnissmässig grosse Anzahl von Objecten geschnitten und nach den fraglichen Zellen vergebens gesucht hatte, fand ich sie auf, nachdem mir vorher schon aufgefallen war, dass als solche zunächst noch unzweifelhaft erkennbare Darmepithelzellen hier und da abgerissen werden und in das Darmlumen gelangen. Zugleich gelang es mir nachzuweisen, dass die vermeintlich von aussen eingedrungenen Zellen mit den Derivaten abgestossener Darmzellen identisch sind. Ich bin hiernach überzeugt, dass bei *Hydrophilus* ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie ich sie für *Cybister* mit Sicherheit constatirt zu haben glaube, d. h. dass eine Betheiligung von Phagocyten an der Auflösung des Enddarmepithels nicht stattfindet, sondern dass bei *Hydrophilus* der gleiche Neubildungsmodus vorliegt wie im Pylorusabschnitt von *Cybister*, indem es unter Betheiligung imaginaler Zellen regenerirt wird, welche sich den larvalen Zellen nur zugesellen, ohne

dass diese vorher zerstört worden sind. Der Enddarm von *Cybister* aber regenerirt sich mit Ausnahme des Pylorusabschnitts in seiner ganzen Ausdehnung ohne Betheiligung imaginaler Zellen und allein durch Veränderungen, welche die larvalen Zellen betreffen.

Indem sich die Zellen des Dünndarmepithels unter Schwund der Falten zurückziehen, kommt es namentlich im vordern und hintern Abschnitt, wo das Epithel höher ist (Fig. 54) als in der mittlern Partie (Fig. 55), zu einer gestörten Lagerung der Zellen, welche sich zunächst in einer grössern Häufung der Kerne ausspricht (Fig. 62). Zu einem vollständigen Verschwinden der Falten scheint es nur in dem mittlern, flachzelligen Dünndarmabschnitt zu kommen, während sich in den hochzelligen Partien immer noch mindestens eine, wenn auch in ihrer Form veränderte Falte erhält. Ich habe in diesen Abschnitten nie Bilder erhalten, welche gar keine Falte mehr gezeigt hätten, während im mittlern Theil des Dünndarms das Epithel sich lange vollständig faltenlos erhält und diese Form auch noch bei der jungen Puppe angetroffen wird. Jeden Falls sind die Unterschiede durch die verschiedene Höhe des Epithels bedingt, welche auch im mittlern Theil dem Epithel eine reichere Faltung gestattet. Die zarte Streifung des Zellplasmas, welche an dem thätigen Epithel beobachtet wurde, verschwindet allmählich ganz und macht einer körneligen Structur Platz. Gleichzeitig treten die ersten Andeutungen einer immer schärfer sich markirenden Abgrenzung der einzelnen Zellen gegen einander auf. Die Kerne nehmen in geringem Maasse an Grösse ab, bleiben aber in ihrer Form unverändert. Ihr Aussehen ändert sich langsam, indem ihr Chromatin sich zu wenigen grössern Klümpchen zusammenballt und der übrige Kerninhalt in seiner Färbung dem umgebenden Plasma der Epithelzellen sich immer mehr nähert und ihm schliesslich vollkommen gleicht. Im Allgemeinen erscheinen dann die Kerne erheblich dunkler als im thätigen Epithel (vergl. Fig. 54 u. 62). Die Basalmembran bleibt wohl in allen Stadien erhalten, wenn ihre Nachweisung auch manchmal schwer gelingt. Doch lässt sie sich fast immer noch als äusserst zartes Häutchen an solchen Stellen auffinden, wo ihr die Musculatur nicht eng anliegt, so dass eine vollständige Resorption nicht statt zu finden scheint.

Der Regenerationsvorgang im Epithel während der letzten Zeit der Larvenperiode stellt sich also, kurz recapitulirt, wie folgt dar: Die Intima hebt sich von dem Epithel ab, das unter dem Verschwinden der Falten seine Protoplasmastreifung verliert und dessen Kerne unter geringer Abnahme ihrer Grösse und Veränderung des Chromatins seiner

Form und des ganzen Kerninhalts seiner Farbstoffreaction noch innere Umlagerungen und chemische Veränderungen erleiden, Vermehrung der Kerne wird nicht beobachtet. Imaginale Zellen treten nirgends auf. Eine Zerstörung des Epithels findet nicht statt. Im Verlauf der erwähnten Veränderungen treten am vordern und hintern Ende in dem hochzelligen Epithel allmählich schärfer werdende Zellgrenzen auf, welche dem thätigen Epithel fehlen.

Der Dünndarm während der Puppenperiode.

Mit dem Abwerfen der Larvenhaut wird auch die Intima des Enddarms aus diesem entfernt. Wo sich das Epithel geordnet und neue Falten gebildet hat, tritt eine zarte Intima auf, welche aber in der mittlern Partie des Dünndarms zum Theil noch fehlt und durch eine stärker färbbare dünne Grenzschicht vertreten wird, welche möglicher Weise eine chemische Vorstufe des spätern Chitins darstellt. Bleiben wir zunächst bei dieser, der flachzelligen des larvalen Dünndarms entsprechenden Partie, so finden wir an ihrem Ende noch dieselben Verhältnisse, welche uns bei der Larve zuletzt entgegen traten. Nur erscheint das Epithel zu einem so dünnen, der Basalmembran aufliegenden faltenlosen Schlauch reducirt, dass die Kerne sich parallel zur Basalmembran erheblich in die Länge strecken müssen, um ihre Lage innerhalb ihrer Zellen zu bewahren. Ihr sonstiges Verhalten schliesst sich noch eng an das der Kerne im Larvendarm an, und sie stehen somit in der Entwicklung noch hinter den Kernen des hochzelligen Dünndarmepithels zurück, welche ein sehr charakteristisches und anderes Aussehen haben. Es scheint, als gehe bei der Reductionsveränderung des Epithels ein nicht geringer Theil des Epithelplasmas zu Grunde; denn einmal ist die Gesammtmasse des jetzt vorhandenen Epithels in diesen Partien weit geringer als im thätigen Larvendarm, und ferner findet man zerfallende körnelige Reste (Fig. 61) an der Innenseite der Darmwand, welche nur von dieser selbst stammen können. Verfolgt man diese Reste in die Larvenzeit zurück, so sieht man zuerst lange, nachdem die Intima abgestossen worden ist, die innern Schichten des Plasmas sich etwas von den äussern unterscheiden. Nachdem die Larvenintima aus dem Dünndarm entfernt worden ist, hebt sich diese ganze innere Grenzschicht von dem Epithel ab und zerfällt allmählich in jene Körnchen. Diese Abschuppung von Plasmatheilen scheint sich mehrfach zu wiederholen und schliesslich zu der auffallenden Reduction der Gesammtmasse des Epithels zu führen. Dieses Verhalten hängt sicher mit dem physiologischen Re-

ductionsvorgang der Epithelzellen zusammen, welche erst zu einem genetisch jüngern, indifferentern Zustand zurückkehren, bevor sie das regenerirte Epithel bilden. Eine vollständige Reduction bis zum Embryonalzustand findet indessen nicht statt, da die Kerne stets in höherm Grade specialisirt bleiben, als es bei embryonalen Zellen der Fall sein kann. Jeden Falls besteht aber diese bis zu einer gewissen Stufe hin stattfindende Reduction nicht nur in einer chemischen Veränderung des Protoplasmas, sondern es gehen Theile desselben zu Grunde, nachdem sie aus dem Stoffverband der Zelle ausgestossen worden sind. Nähert man sich in demselben Dünndarm der vordern Grenze, so liegen hier die Verhältnisse schon etwas anders. Die Kerne sind rund und zeigen das für den hochzelligen Theil charakteristische Gepräge, d. h. ihr Chromatin tritt in Gestalt zahlreicher kleiner, dunkler Körnchen auf, und in jedem Kern finden sich bis 3 grössere Paranucleinklümpchen. Ihr Achromatin erscheint dagegen jetzt blasser gefärbt als das Zellplasma. Letzteres hat zugleich mit der Veränderung der Kerne an Masse gewonnen, das Epithel ist höher geworden und lässt wieder eine deutliche dichte Streifung senkrecht zur Basalmembran erkennen. Zellgrenzen sind schwach oder gar nicht entwickelt, und Falten fehlen. Am Anfang und Ende des Dünndarms ist es jedoch schon zu einer weitgehenden Faltenbildung gekommen. Vorn sind 6 starke Längsfalten entwickelt, deren innere Ränder an der Grenze zum Pylorusabschnitt einander berühren, welche aber, nach hinten zu abnehmend, schliesslich ganz verschwinden (Fig. 61). Am Ende treten dann wieder Falten auf, jedoch nur 3, und die Anordnung der Zellen erscheint noch unvollendet (Fig. 60). Die Kerne sind gross und rund oder etwas gestreckt und zeigen das schon beschriebene Verhalten. Von der zarten Intima zur Basalmembran laufen deutliche Zellgrenzen, die Streifung des Plasmas tritt hinter einer Körnelung mehr zurück als im thätigen Larvendarm. Das gesammte regenerirte Epithel und die Kerne erscheinen heller als vor und während der Reduction, da sie nur noch in geringem Maasse Säurefuchsin aufnehmen.

Während der ersten Tage der Puppenperiode führt die Entwicklung zur Ausbildung eines Dünndarms, welcher durchaus den Eindruck der Functionsfähigkeit macht. Der stark erweiterte und flachzellige mittlere Theil bildet in seiner Hauptmasse wieder 6 Falten aus, welche zwar nie so tief werden wie bei der Larve, aber wohl entwickelt erscheinen. Wo auf comparativ geringe Strecken die Falten fehlen, ist das Lumen merklich enger geworden, als es während der Regeneration

uns entgegen trat, und die Zellen sind mindestens cubisch, in der Regel jedoch niedrig cylindrisch, so dass also das ganze Epithel erheblich höher geworden ist. Die Vermuthung liegt nahe, dass es zur Ausbildung von Falten in dem ganzen Dünndarm der Puppe gekommen wäre, wenn die stellenweise dichte Häufung des Inhalts die Darmwände nicht daran gehindert hätte. Dieser Inhalt ist zum grössten Theil identisch mit den Resten des gelben Körpers aus dem Mitteldarm, welcher, von dem Puppenepithel des Mitteldarms verdaut, in den Dünndarm gelangt, um jeden Falls theilweise hier resorbirt zu werden. Er enthält noch einige deutlich als solche nachweisbare Kernreste, ist aber seiner Hauptmasse nach zu einer fein körneligen, roth oder zum Theil auch gelb gefärbten Substanz zerfallen.

Das Dünndarmepithel zeigt zur Zeit der Vollendung des Puppenepithels im Mitteldarm in der Regel breite cylindrische Zellen, welche nach dem Darmlumen zu eine zarte, gelb färbbare Intima gebildet haben. Die leuchtend rothe Basalmembran ist nur wenig kräftiger entwickelt als die Intima. Die Zellgrenzen treten durch ihre rothe Färbung häufig scharf hervor. Das Plasma färbt sich ziemlich kräftig roth, erscheint sehr feinkörnelig und vielfach von grossen, unregelmässig begrenzten Vacuolen durchsetzt, welche ihm ein lockeres Gefüge geben. Die meist mehr als ein Drittel der Zellgrösse (auf Schnitten!) erreichenden Kerne lassen häufig eine dichtere Ansammlung ihres Chromatins an der Innenseite erkennen, und auch die grössern, mehr roth tingirten Chromatinbrocken liegen in dieser Richtung jenseits des Kerncentrums.

Namentlich in der vordern Dünndarmpartie habe ich häufig Bilder gefunden, welche sehr dafür sprechen, dass sie durch die Thätigkeit des Puppenepithels im Mitteldarm aufgelösten und für den Organismus noch verwerthbaren Bestandtheile des gelben Körpers von den Zellen des Dünndarms aufgesogen werden. Bald nach seinem Eintritt in den Dünndarm enthält nämlich das Material des gelben Körpers zahlreiche, gelb färbbare, runde Tröpfchen, welche ein sehr charakteristisches Aussehen haben und darum leicht wieder zu erkennen sind. Mit solchen fein zertheilten Tröpfchen fand ich häufig einige Zellen des Dünndarmepithels stark angefüllt, und hier heben sie sich von dem roth tingirten Zellplasma deutlich ab. Im hintern Dünndarmende fehlen diese Tröpfchen ganz, und es wird hierdurch sehr wahrscheinlich, dass sie schon bald nach ihrem Eintritt in den Dünndarm resorbirt werden.

In dieser mit der Entwicklung des Puppenepithels zusammenfallenden Ausbildung erhält sich das Dünndarmepithel einige Tage und

zwar noch länger als das Puppenepithel des Mitteldarms. Die ersten wahrnehmbaren Veränderungen zeigen sich erst, wenn die Neubildung im Mitteldarm schon seit einiger Zeit begonnen hat. Es mag dies damit zusammenhängen, dass erstens der Dünndarm noch mit der Resorption der durch die Einwirkung des Puppenmitteldarms verdauten Bestandtheile des gelben Körpers beschäftigt ist und dass zweitens die Veränderungen, welche das Dünndarmepithel bis zur Erlangung seiner imaginalen Form erfährt, mit den tiefgreifenden Umbildungsvorgängen im Mitteldarm verglichen, recht geringfügig sind und viel weniger Zeit in Anspruch nehmen.

Weshalb die Ausbildung zum imaginalen Dünndarm, welche von der jetzt erreichten Stufe ausgehend sehr einfach wäre, nicht auf dem kürzesten directen Wege erfolgt, wäre schwer zu verstehen, wenn die Vorgänge im Mitteldarm nicht mit grosser Deutlichkeit lehrten, dass die Puppe ihren eigenen, aus der Regeneration des larvalen hervorgegangenen Darm besitzt und dass durch einen erneuten, im Dünndarm allerdings viel einfacher sich darstellenden Regenerationsvorgang das imaginale Epithel gebildet wird. So fängt auch der Dünndarm, nachdem er sein Puppenstadium durchgemacht und die ihm hier zufallende Aufgabe erledigt hat, noch einmal von vorn an, um sich in den imaginalen Darm umzubilden, statt auf dem eingeschlagenen Wege direct in seiner Entwicklung fortzufahren, deren Endziel er bei der jungen Puppe viel näher steht und von welchem er sich erst wieder entfernt, bevor er es nach seiner wiederholten Reduction erreicht.

Während der Periode des ausgebildeten Puppendarms sehen wir, nachdem der gelbe Körper, dessen Aufenthalt im Dünndarm bei den verschiedenen Objecten recht verschieden lange zu währen scheint, diesen verlassen hat, um in das Coecum überzutreten, die Lagerung des Chromatins in den Kernen wieder gleichmässig werden und die vorwiegende Affinität des Kerninhalts zu Hämatoxylin mit wachsender Deutlichkeit hervortreten. Die Chromatinbrocken sind durchweg comparativ gross, und das Achromatin bleibt farblos. Wo die Reste des gelben Körpers noch im Dünndarm liegen, und das ist häufig bei dem Beginn der Regenerationsvorgänge noch der Fall, fand ich stets das Chromatin der Kerne in feinerer Vertheilung und das Achromatin mit einer stärkern Affinität zu Säurefuchsin. Dieses Verhalten bleibt unverändert während der Reduction der Falten, der Erweiterung des Lumens, der Abstossung der Intima und der Abflachung des Epithels, Vorgänge, welche die Ausbildung des imaginalen Dünndarms in ganz ähnlicher Weise wie die des pupalen einleiten. Während dieser Zeit

fällt eine Anhäufung seniler Kerne an der Grenze zwischen dem Dünndarm und Rectum auf. Da hier die Zellen der beiden Darmabschnitte ganz continuirlich in einander übergehen, lässt sich vermuthen, dass die senile Degeneration nur die nicht als Kerne der resorbirenden Zellen specialisirten Kerne betrifft, weil sonst in dem ganzen Bereich des Dünndarms weder senile Kerne noch Mitosen gefunden werden, sich aber im Coecum und Rectum reichlich nachweisen lassen. Freilich erscheint es keineswegs ausgeschlossen, dass ein Theil der Kerne, welche an der Grenze liegen, sich zu den grossen Kernen des Dünndarms entwickeln und dass eine auf das Ende dieses Darmabschnitts beschränkte geringe Proliferation des Zellenmaterials stattfindet.

Die Abflachung der Epithelzellen geht niemals so weit, wie wir sie bei der alten Larve und der jungen Puppe beobachten konnten. Im Endabschnitt scheinen die Falten auf keinem Stadium ganz zu fehlen, und so lange Falten existiren, bleiben auch die Zellgrenzen deutlich. Auch eine Abschuppung von Plasmatheilen oder Kernen habe ich niemals beobachtet, so dass der Regenerationsvorgang weniger intensiv erscheint als während der Verwandlung zur Puppe. Die Zellgrenzen schwinden, das Plasma erscheint körnelig und meist von dichtem Gefüge; es färbt sich roth. Die Kerne sind häufig senkrecht zur Basalmembran abgeplattet und verrathen eine sich langsam steigernde Affinität zu Säurefuchsin. Die abgestossene Puppenintima bleibt zunächst unersetzt. Erst mit dem Beginn der Faltenbildung treten die ersten Spuren einer Intima auf. Diese geht in der Weise von Statten, dass das Lumen des Darms enger wird, die Zellen höher und an den den spätern Falten entsprechenden Stellen hoch cylindrisch werden. Die Kerne lassen keine deutlichen Veränderungen erkennen; die Zellgrenzen treten wieder schärfer hervor. Im Endabschnitt finden sich während des Processes der Faltenbildung in den Zellen einwärts vom Kern rundliche Vacuolen von wechselnder Grösse. In der Regel hat jede Zelle nur eine Vacuole. Gelegentlich kommt es namentlich im mittlern Dünndarmabschnitt vor, dass die Faltenbildung noch unterbleibt, während Intima und Zellgrenzen schon entwickelt sind. Dann sind aber stets schon an den später die Falten bildenden Stellen die Zellen zwar nicht höher als die benachbarten, aber bedeutend schmäler. Indem die Längsfalten allmählich tiefer einschneiden, berühren ihre innern Ränder schliesslich einander in der Darmaxe, und der früher ringförmige Querschnitt nimmt die Form eines sechsstrahligen Sterns an. Im Endabschnitt entwickeln sich auch jetzt wieder nur 3 Falten. Die Intima erreicht eine Dicke von fast $^1/_3$ der Mächtigkeit des Epithels

und lässt eine festere innere, zarte Lamelle erkennen, welche sich gelb färbt, während ihre übrigen Schichten Säurefuchsin aufnehmen. Die Kerne zeigen wieder eine ähnliche Beschaffenheit ihres Chromatins wie zur Zeit des Bestehens des Puppendarms. Schliesslich tritt auch die senkrecht zur Basalmembran verlaufende dichte Streifung des Plasmas wieder hervor (Fig. 73), und der imaginale Dünndarm ist fertig. Bemerkenswerth ist die verschiedene Farbstoffreaction des Plasmas der grossen Dünndarmzellen. Die innere Schicht erscheint sehr deutlich streifig und gelb gefärbt, während in der äussern die Streifung durch eine feine Körnelung mehr verdeckt ist und das Plasma hier Säurefuchsin aufnimmt, welches die innere Schicht ganz ungefärbt lässt. Auf der Grenze zwischen beiden Schichten liegen die Kerne (Fig. 73).

Wir haben also erkannt, dass der larvale Dünndarm sich nach wiederholten Umformungen in seiner ganzen Ausdehnung bis zum Ende der Nymphose erhält, dass nur untergeordnete Bestandtheile der ihn aufbauenden Zellen verloren gehen und dass keine Proliferation der Kerne und kein Wachsthum dieses Darmabschnitts zu bemerken ist. Hierdurch nimmt er eine Sonderstellung ein, welche möglicher Weise in der hohen Specialisirung seiner Zellen begründet ist. Diese erfahren nur eine Umlagerung ihrer Substanzen, welche verbrauchte Stoffe entfernt und durch neue ersetzt. Die Regeneration, welche zur Ausbildung des imaginalen Dünndarms führt, ist wohl darum nicht von erheblichen Stoffverlusten begleitet, weil die Thätigkeit des Puppenepithels eine viel beschränktere war als die des larvalen Dünndarms, indem sie sich auf die Resorption der verdauten Reste des gelben Körpers beschränkte. Auch trägt zum Verständniss dieses besondern Verhaltens des Dünndarms vielleicht die Erwägung bei, dass die Thätigkeit der Dünndarmzellen nicht in der Bereitung und Ausscheidung von Stoffen besteht, sondern wahrscheinlich lediglich receptiv ist.

Die Regeneration des Epithels im Rectum und Coecum.

Wie bei den beiden bisher besprochenen Enddarmabschnitten wird auch im Rectum und Coecum das Chitin der innern Auskleidung abgeworfen. Dies geschieht dadurch, dass der dünne äussere Plasmabelag mit seinen Kernen sich von den zahlreichen Falten der Intima ablöst und sich so lagert, dass es zur Bildung eines faltenlosen Schlauchs kommt, welcher die abgeworfene Intima in sich fasst. Indem sich zunächst das Plasma mit den Kernen der innern Faltenzipfel centrifugal zurückzieht, kommt es zur Bildung jener Kernnester, welche mir am Rectum von *Hydrophilus* auffielen und welche das Ausgangs-

stadium für die Regeneration bilden. Allerdings sind es keine übrig gebliebenen Embryonalkerne, welche durch ihre Vermehrung den imaginalen Darm liefern, sondern larvale Kerne, welche nach einer sie betreffenden Umbildung proliferiren. Da mit dem Ausgleich der Falten eine Erweiterung des Darmumfangs stattfindet, soweit es die Ringmusculatur gestattet, finden schliesslich alle Kerne genügenden Platz, sich neben einander anzuordnen, ja es bleiben sogar weite Zwischenräume zwischen ihnen frei; und wenn auch das Plasma sich jetzt mit einem geringern Raum begnügen muss, als ihm die Aussenfläche der Intima zur Ausbreitung darbot, kommt es doch fast durchweg zum Verschwinden der Kernnester, deren Componenten sich zur Bildung der Darmwand einfach ausbreiten. Nur vor der Einmündung des Dünndarms scheinen sich zu allen Zeiten längere, in das Darmlumen hineinhängende Zipfel zu erhalten; wenigstens fand ich an dieser Stelle die Darmwand niemals glatt. Auch das Ende des Rectums zeigt ein abweichendes Verhalten, indem sein Kernreichthum und die Dicke seiner Wand auffallen gegenüber dem vordern Abschnitt des Rectums und dem Coecum. Da keine Vermehrung der Kerne beobachtet wurde, ihre Anzahl aber erheblich gewachsen ist, muss das Kernmaterial sich in anderer Weise angesammelt und gehäuft haben. Ich glaube die Erklärung in Folgendem gefunden zu haben. Das Rectum der Larve ist länger als das der Puppe und der Imago. An lebendem Material vorgenommene Messungen, die aber nur geringen Anspruch auf Genauigkeit machen können, weil sie nur an etwa einem Dutzend Objecten ausgeführt wurden, ergaben für das Rectum der Larve im Mittel 12,5 mm, der Puppe und Imago 7—8 mm. Bei der Larve liegt der After nahe der dünn und lang ausgezogenen Spitze des Abdomens an der Ventralseite. Dieser ganze spitz ausgezogene Fortsatz fehlt der Puppe. Das Rectum muss also, da es an dem stumpfen Abdominalende der Puppe geschlossen endet, soviel an Länge einbüssen, wie bei der alten Larve das Hinterleibsende der Puppe von dem larvalen Anus entfernt liegt. Da nun die Intima sich direct in die Larvenhaut fortsetzt, muss das Epithel dieses Endstücks nach vorn verschoben und über die hinten nackt zurückbleibende Intima gestreift werden. Das Epithel also, welches das ca. 4 mm lange Endstück der Intima vor dem Larvenanus bekleidete, schiebt sich vorwärts und vermehrt so im hintern Abschnitt des Puppendarms schon in der letzten Zeit der Larvenperiode die Masse der Epithelwand und die Anzahl ihrer Kerne. Eine ähnliche Verschiebung erfährt auch die larvale Darmmusculatur, so dass diese am Ende des Rectums bei der

alten Larve eine stärkere Entwicklung zeigt als bei der noch fressenden. Soweit meine Erfahrung reicht, findet diese Verschiebung nur kurze Zeit vor dem Abwerfen der Larvenhaut statt und hält mit der Ausbildung der Puppenhaut gleichen Schritt.

An der dünnen, bei der alten Larve die Darmwand bildenden kernhaltigen Plasmaschicht sind Zellgrenzen nirgends zu erkennen. Die Kerne mit ihren relativ wenigen Chromatinkörnchen erscheinen dunkel, weil ihre Achromatinbestandtheile mehr Säurefuchsin aufnehmen als das umgebende Plasma. Am hintern Ende, wo die Kerne stellenweise sehr dicht gedrängt liegen, treten die ersten Andeutungen von Zellgrenzen auf, und die Zellen verrathen in ihrer Anordnung die Tendenz, sich zu einem einschichtigen Cylinderepithel anzuordnen. Auch tritt noch während der Larvenzeit eine zarte neue Intima auf, welche ähnlich wie am Oesophagus die Aufgabe haben mag, das Epithel beim Abwerfen der Larvenhaut, mit welcher gleichzeitig die larvale Intima aus dem ganzen Enddarm entfernt wird, vor Verletzungen zu schützen. Der Querschnitt des Rectums zeigt jetzt nicht fern vom Anus das in Fig. 56 dargestellte Bild.

Nachdem mit der Larvenhaut die alte Intima aus dem Darm entfernt worden ist, sehen wir im hintern Rectumabschnitt das Epithel schon neu gebildet. Indem die epitheliale Anordnung der Zellen überall durchgeführt ist, treten 6 ungleich stark entwickelte Längsfalten auf. Zellgrenzen und Basalmembran sind wohl ausgebildet. Die Kerne erscheinen hell und das Plasma hyalin. Erstere nehmen nur wenig, letzteres fast gar kein Säurefuchsin auf. Die Intima ist ungefärbt, die Basalmembran blass roth (Fig. 57). Ganz anders aber verhält sich das Rectum noch in seinem vordern Abschnitt. Fig. 58 stellt einen Theil des Querschnitts dar, welcher etwa in der Mitte des Rectums liegt. Gehen wir von dem analen Ende aus vorwärts, so verschwinden sehr bald die Falten, die Kerne werden spärlicher, die Intima und Basalmembran zarter, und von Zellgrenzen ist nichts mehr zu bemerken. Hier stellt die Darmwand also noch immer den dünnwandigen Schlauch dar, welchen sie bei der Larve bildete, nachdem sich das dünne larvale Plattenepithel von den Intimafalten zurückgezogen hatte. Nur haben die Kerne und das Plasma bei der jungen Puppe dasselbe Aussehen wie in dem hohen, analwärts gelegenen Cylinderepithel. Eine Vermehrung der Kerne hat nicht stattgefunden, wohl aber jene Umbildung, welche wir nun schon mehrfach an differenten Darmabschnitten kennen gelernt haben. Nahe der Grenze zum Enddarm ist das Epithel, an welchem weder eine Basalmembran noch

eine Intima zu erkennen ist, zu einem sehr dünnen Plattenepithel reducirt. Bemerkenswerth ist, dass nach der Entfernung der larvalen Intima in dem nunmehr leeren Rectum starke Ansammlungen granulöser Massen gefunden werden, welche von dem Epithel selbst stammen müssen. Ich fasse sie ebenso auf wie im Dünndarm; der Verlust dieses ausgeschiedenen Materials führt zu der starken Reduction, welche das ohnehin schon schwache Zellenstratum erleidet, so dass es in der jungen Puppe noch schwächer entwickelt ist als bei der alten Larve. Zu beachten dürfte der Umstand sein, dass das Plasma des Epithels bei der alten Larve sich mit Säurefuchsin stark tingirt, dagegen bei der jungen Puppe fast ungefärbt bleibt, während nun die granulöse Masse, welche nur vom Epithel stammen kann, roth gefärbt ist.

Abweichend vom Rectum hat das Coecum das Stadium der einfachen Schlauchform bei der 24 Stunden alten Puppe schon in seiner ganzen Ausdehnung verlassen. Seine Basalmembran, welche wie im Rectum neu auftritt, ist wie dort röthlich gefärbt, und die Intima, die Kerne und das Zellplasma zeigen im Wesentlichen denselben Charakter wie im Rectum. Die Zellen sind zwar durch deutliche Grenzen geschieden, haben aber eine eigenthümliche regellose Anordnung. Die in das Darmlumen vorspringenden soliden Falten wiederholen annähernd das Bild, welches der Larvendarm darbietet. Die Anordnung der Zellen wird am besten aus der Fig. 59 zu ersehen sein, welche, mit der Fig. 57 verglichen, den erheblichen Unterschied in der Ausbildung beider demselben Object entnommener Darmquerschnitte illustriren mag.

Während der ersten Tage der Puppenperiode erhält sich das Rectum in seinem Endabschnitt unverändert in der Gestalt der Fig. 57, nur vermehrt sich der Chromatininhalt der Kerne, und Paranucleinklümpchen treten sehr deutlich hervor. Auch wird die Intima noch etwas verstärkt. Der bei der jungen Puppe noch stark erweiterte und in seinem Epithel von niedrigen Zellen gebildete, im Querschnitt faltenlose vordere Abschnitt des Rectums erhält ebenfalls (nur an seiner vordersten Grenze mehr als) 6 Längsfalten, und das ganze Rectum nimmt von hinten nach vorn vorschreitend eine gleichartige Beschaffenheit an. Der vorderste faltenreiche Abschnitt vermittelt den Uebergang zum Coecum, welches im Wesentlichen in seiner ganzen Ausdehnung das Querschnittsbild der Fig. 59 beibehält; nur erscheinen die zahlreichen Falten regelmässiger entwickelt als Anfangs, und die Kerne sind ärmer an Chromatin als im Rectum. In dieser Gestalt erhalten sich Rectum und Coecum mindestens bis zum 4. Tag der

Puppenperiode, häufig aber oder wohl meistens noch länger. Sie repräsentiren jetzt die dem Puppenmittel und Dünndarm entsprechenden Zustände und unterscheiden sich deutlich vom Rectum und Coecum der Larve, während sie andrerseits von der definitiven imaginalen Ausbildungsstufe durch einen wiederholten Regenerationsvorgang getrennt sind. So hat also der Puppendarm in allen seinen Abschnitten, am deutlichsten im Mitteldarm, seinen specifischen Charakter.

Frühestens vom 5. Tage der Puppenperiode an machen sich diejenigen Veränderungen im Rectum bemerkbar, welche die Regeneration einleiten und zur Ausbildung der Imaginalform führen. Das Zellenmaterial des Epithels zieht sich unter geringer Erweiterung des Lumens auf die Basalmembran zurück, welche im Querschnitt kreisförmig erscheint. Die Zellen verlieren ihre regelmässige Anordnung und Gestalt, lassen aber zunächst noch deutliche Grenzen erkennen. Die Intima bleibt unter Wahrung ihrer Falten im Darmlumen liegen und steht im Bereich der Aussenfalten noch in Verbindung mit dem Epithel. Die chromatinreichen Kerne runden sich ab und liegen der Anordnung der Zellen entsprechend dicht gehäuft. Das Achromatin nimmt nur wenig Säurefuchsin auf und bleibt meist ungefärbt. Senile Kerne fehlen noch. Das Verhalten des Coecums entspricht dem für das Rectum beschriebenen, und auch hier bleiben die Epithelzellen zunächst noch hoch cylindrisch.

Etwas später wird das Rectum durch das Eindringen des vollständig zerfallenen und von Kernresten freien gelben Körpers stärker aufgetrieben, und die nicht mehr durch erkennbare Grenzen geschiedenen Zellen haben sich abgeflacht. Doch erklärt die zunächst noch nicht sehr starke Erweiterung des Darms allein die hochgradige Abflachung des Epithels nicht, vielmehr verliert das Plasma an Material durch die Ausbildung einer vorläufig durch die Färbung noch nicht unterschiedenen innern, ziemlich mächtigen Hülle. Die Intima wird durch die eingedrungenen Reste des Mitteldarmepithels stark ausgedehnt und an das Epithel des Rectums angepresst. In der Regel bildet sie zahlreiche kleine Falten. Das Plasma der Epithelzellen färbt sich roth, die chromatinreichen, unregelmässig rundlichen Kerne erscheinen dunkel, und ihr Achromatin nimmt wenig mehr Säurefuchsin auf als das Zellplasma. Kerntheilungsfiguren fehlen noch, doch treten schon vereinzelte senile Kerne auf.

Auch im Coecum sind die Falten vollständig verschwunden und nur noch durch die stets nachweisbare Intima gewahrt. Die Lagerung der Kerne im Epithel ist unregelmässig, und dessen Zellen erscheinen

in verschieden hohem Grade abgeflacht je nach der stärkern oder geringern Erweiterung des Coecums. Wo es durch die Reste des gelben Körpers sehr stark aufgetrieben ist, finden wir das Epithel in Gestalt eines dünnen Plasmaschlauchs, in welchem die Kerne sich parallel zu der zarten Basalmembran strecken müssen. Die Intima liegt dann, wie im Rectum, dem Epithelschlauch eng an und bildet zahlreiche kleine Falten. Wir sehen also das Puppenepithel im Rectum und Coecum eine ganz ähnliche Reduction erfahren, wie sie zur Bildung dieser Darmabschnitte auf der Grenze zwischen der Larven- und Puppenperiode stattfand.

Während nun im weitern Verlauf der Umbildung in dem vordern Abschnitt die Erweiterung des Rectums so weit geht, dass die Intima, welche dem Epithel mehr oder minder eng anliegt, ihre Faltung fast ganz verliert und die Zellen ein flaches Plattenepithel formiren, ordnen sie sich in dem hintern Abschnitt des Rectums unter Verengerung des Lumens zu einem ziemlich regelmässigen, nicht sehr hohen Cylinderepithel mit stellenweise deutlich hervortretenden Grenzen, und die abgestossene, nirgends mehr dem Epithel eng anliegende Intima ist zu starker Faltenbildung gezwungen. Während Mitosen noch fehlen, häufen sich in diesem Abschnitt die degenerirenden Kerne, welche sich in geringer Anzahl auch weiter vorn nachweisen lassen. Das Coecum unterscheidet sich jetzt kaum von dem vordern Ende des Rectums, nur ist es theilweise noch stärker erweitert als dieses, und sein Epithel erscheint dann in noch höherm Grade abgeplattet. Senile Kerne finden sich im Blinddarm nur ganz vereinzelt.

Zuerst am 9. Tag der Puppenperiode sehen wir die früher nur am analen Ende des Rectums zur Ausbildung gelangte Entwicklungsstufe von dem ganzen Rectum und auch vom Coecum erreicht, so dass also hier die Regeneration von hinten nach vorn vorschreitet, für den Blinddarm jedoch ihren besondern Ausgangspunkt an der Einmündungsstelle des Dünndarms hat. In beiden Darmabschnitten sehen wir, während das Lumen enger wird, das flache Plattenepithel sich zu einem nicht sehr hohen Cylinderepithel umgestalten, in welchem Zellgrenzen mehr oder weniger scharf hervortreten. Bemerkenswerth ist, dass mit grosser Regelmässigkeit da, wo die Längsfasergruppen der Darmmuscularis liegen, die Epithelzellen höher werden und an diesen Stellen das Epithel in Gestalt einer soliden Leiste in das Darmlumen vorspringt. Ferner fällt jetzt eine dem kleinsten Durchmesser der höchsten Cylinderzellen an Dicke gleichkommende, dem Epithel innen aufliegende und dieses von der wieder starke Falten bildenden abgestossenen

Intima trennende homogene Schicht auf, welche nicht chitinös ist und sich durch ihre Gelbfärbung von dem rothen Epithelplasma deutlich abhebt (Fig. 74 *prh*). Es scheint, als handle es sich hier um eine specielle Schutzvorrichtung für das Epithel, welche durch die gleichzeitige Anwesenheit der resistenten Puppenintima und der Reste des gelben Körpers, welche diese am Collabiren hindern, nothwendig wird, um während der Proliferation Verletzungen des Epithels zu verhindern. Unmittelbar an die dem Epithel aufliegende Wand dieses Schutzhäutchens begeben sich die Kerne, welche sich zur Theilung anschicken. Die Proliferation erstreckt sich auf das ganze Rectum und Coecum, doch wird die Anzahl der Kerne nicht sehr bedeutend vermehrt, und es scheint sich vorwiegend um den Ersatz von senil degenerirenden Kernen zu handeln; dies lehren wenigstens die Schnittbilder. Ich habe den Versuch gemacht, durch Messungen des frischen Coecums festzustellen, ob während der Regeneration ein Wachsthum stattfindet, ohne jedoch zu einem ganz sichern Resultat zu kommen. Die grosse Variabilität in der Länge des Coecums sowie sein auf den verschiedenen Entwicklungsstufen sehr wechselnder Füllungszustand würden ein unverhältnissmässig reichliches Material erfordern, um zum Vergleich einigermaassen zuverlässige Mittelwerthe zu gewinnen.

Die senilen Kernreste, welche bei den übrigen Darmabschnitten, soweit sie sich im Epithel nachweisen liessen, stets an bestimmte Stellen in ihrem Auftreten gebunden waren, nämlich ausschliesslich in dem Plasma zwischen der Basalmembran und den Kernen gefunden wurden, liegen hier an jeder beliebigen Stelle im Epithel und werden resorbirt. Auch kommt es, wenngleich nur ausnahmsweise, vor, dass die Kerntheilungsfiguren in die äusserste, zwischen Kernen und Basalmembran gelegene Plasmaschicht wandern. Die Möglichkeit für dieses Verhalten scheint mit der comparativ lockern Beschaffenheit des Epithels gegeben zu sein, in welchem die Kerne nie so stark gehäuft und dicht gedrängt liegen wie im Pylorusabschnitt oder im Oesophagusepithel.

Die fortdauernde Kernvermehrung führt nun, im Coecum anscheinend reichlicher stattfindend als im Rectum, nicht nur wieder zu einer Erweiterung des Lumens, sondern auch zuerst an der Einmündungsstelle des Dünndarms zu einer sehr charakterischen Faltenbildung. Die einzelnen Falten lassen im Querschnitt als ihre Componenten nur wenige (5—6) Zellen erkennen, bleiben also sehr niedrig. Dabei stehen sie so dicht gedrängt, dass es zu einer engen Apposition der Faltenwände kommt, ohne dass ein Zwischenraum zwischen ihnen

frei bleibt. Diese Falten treten überall im Coecum auf, wo Reste des sich jetzt zu consistentern Kothmassen zusammenballenden gelben Körpers fehlen oder nur in geringen Mengen vorhanden sind. Im andern Fall dagegen fehlen sie, und das Epithel zeigt dann häufig, mit Ausnahme der den Längsfasergruppen der Musculatur parallelen Leisten, niedrige, cubische oder platte Zellen. Im Rectum, dessen Caliber von hinten nach vorn zunimmt, ist die Faltenbildung lockerer als im Blinddarm. Zu einer gegenseitigen Berührung der äussern und innern Faltenwände kommt es nur ausnahmsweise.

Bei ältern Puppen breitet sich dann die Faltenbildung über das ganze Rectum und Coecum aus, und die Falten werden tiefer und unregelmässig, und zwar weniger in Folge der Vermehrung der sie zusammensetzenden Zellen als in Folge stärkerer Längsstreckung dieser letztern. Die provisorische innere Hülle scheint von den Epithelzellen vollständig resorbirt zu werden; denn zwischen dem Epithel und der Intima der Puppe finden sich nur so geringe Mengen einer körneligen Masse, dass sie nicht als Reste des ziemlich mächtig entwickelten Schutzhäutchens gedeutet werden können. Die Puppenintima liegt vielfach gefaltet, aber nirgends zerrissen im Darmlumen, welches sie jetzt bei Weitem nicht mehr ausfüllt. Denn die zusammengeballten bräunlichen (Eigenfarbe) Reste des gelben Körpers sind inzwischen so stark zusammengeschrumpft, dass sie die Intima nirgends mehr stärker auftreiben und deren Innenraum überhaupt nie mehr ganz ausfüllen.

Mit der das ganze Rectum und Coecum betreffenden Faltung geht eine Veränderung des Epithels Hand in Hand. Zur Bildung von Chitin kommt es im Rectum zunächst noch nicht, aber die Zellgrenzen verschwinden, und das Epithel nimmt die Gestalt eines nicht überall gleichwandigen plasmatischen Schlauchs an. Das Plasma nimmt verhältnissmässig wenig Säurefuchsin auf und besitzt eine geringe Dichtigkeit seiner vorwiegend feinkörneligen Substanz. Die Kerne erscheinen auffallend dunkel und färben sich mit Säurefuchsin so stark roth, dass die Chromatinpartikelchen nur mit Mühe als solche unterschieden werden können. Die zarte Basalmembran bleibt erhalten.

Der Blinddarm verhält sich im Wesentlichen wie das Rectum, doch erscheinen die Falten zahlreicher, die relative Ausdehnung des Plasmas grösser und die Kerne heller und nur zum Theil so dunkel wie im Rectum. Das Hüllhäutchen ist auch hier resorbirt, aber bereits durch eine zarte chitinöse Intima ersetzt, welche im Rectum erst etwas später auftritt. Mit ihrem Erscheinen nimmt die Affinität des Zellplasmas und der Kerne zu Säurefuchsin bedeutend ab, und die

Kerne sind zum grossen Theil schwach gefärbt oder ganz blass. Da aber, wo das Plasma einer Zelle schon fast ganz zur Bildung der imaginalen Intima verbraucht ist, lösen sich einzelne Kerne unter Degenerationserscheinungen auf, während sich die Mehrzahl mit einer dünnen Plattenzelle an der Aussenseite der Intima lebensfrisch erhält.

Während man bei dem kürzlich ausgeschlüpften Käfer besonders im Rectum noch umfangreiche Bezirke antrifft, in welchen sich die Zellen in Gestalt eines Cylinderepithels erhalten haben, ist ein solches bei dem alten Käfer nirgends mehr nachzuweisen. Es scheint also während des Lebens der Imago schliesslich das gesammte Epithel chitinisirt zu werden, und selbst die meistens noch nachweisbaren geringen Reste des lebenden Epithels lassen sich in einigen Fällen nicht mehr auffinden. Bei dem jungen Käfer aber enthalten Rectum und Coecum stets noch eine grosse Anzahl lebender Kerne, welche durchaus noch keine Spuren der Auflösung erkennen lassen.

Rectum und Coecum werden also während der Puppenperiode nicht zerstört und von Grund aus neu gebildet, sondern sie werden von den larvalen Zellen, nachdem diese sich von der Intima losgelöst und eine Umbildung ihrer Substanz erfahren haben, unter karyokinetischer Vermehrung ihrer Kerne aufgebaut. Die Regeneration findet bei dem Uebergang von der Larven- zur Puppenperiode und von letzterer zum imaginalen Zustand statt, also genau so wie im ganzen Darm.

Die Regeneration der Musculatur des Dünndarms, Rectums und Coecums findet in ganz ähnlicher Weise statt, wie es für die übrigen Darmabschnitte beschrieben wurde. Auch hier kann von einer auflösenden Thätigkeit der Phagocyten keine Rede sein. — Von einer genauen detaillirten Beschreibung sehe ich ab, weil sie nur alles schon Gesagte wiederholen könnte.

Schlussbemerkungen.

1) Mitteldarm.

Seit wir durch Möbusz (1897) und Verson (1897, 1898) wissen, dass am Ende jeder Larvenperiode eine mit der Häutung parallel gehende Erneuerung des Mitteldarmepithels stattfindet und dass auch (Verson) am Vorder- und Enddarm im Bereich der Imaginalringe oder Proliferationszonen zu dieser Zeit eine periodische Vermehrung des Zellenmaterials beobachtet wird, Vorgänge, welche sich in mehr oder minder gesteigertem Maasse während der Metamorphose wiederholen, musste die Frage an uns herantreten, warum diese Umgestaltung des

Darmcanals, welche sogar in periodischer Wiederholung den Darm der Imago (Rengel, 1898) betrifft, obwohl hier aus gewissen Gründen die Häutung wegfällt, sich bei der Häutung der Larve zur Puppe einerseits und der Häutung der Puppe zur Imago andrerseits nicht jedesmal wiederholt, sondern in einen Vorgang zusammengezogen werde, welcher am Darm auf der Schwelle von der Larven- zur Puppenperiode beobachtet wird. Solange man von den Veränderungen des Darmcanals während der Larvenhäutungen nichts wusste, konnte diese Frage natürlich gar nicht aufgeworfen werden. Aber Möbusz' (1897) durch Verson (1897, 1898) am Seidenspinner bestätigte Entdeckung sowie Bizzozero's (1893) durch Rengel (1897) erweiterte und vertiefte Beobachtungen über die periodische Erneuerung des Mitteldarmepithels der Imago warfen ein neues Licht auf die dunklen Vorgänge der Histiolyse und Histiogenese in ihrer periodischen Wiederkehr. Trotzdem ist mir die so nahe liegende Frage, welche oben aufgeworfen wurde, in der Literatur nirgends begegnet. Alle Autoren berichten nach wie vor von einer einmaligen Regeneration des Darms während der Zeit, welche die letzten Tage der Larvenperiode bis zum Ausschlüpfen des fertigen Insects umfasst; und wo Vorgänge beschrieben werden, welche den von mir an *Cybister* beobachteten sehr ähnlich sind, wird doch die entsprechende Zellenlage nicht als Puppenepithel aufgefasst, wie nahe auch diese Deutung durch die genauere Kenntniss der Larvenhäutungen gelegt zu sein scheint. Es scheint also, wenn mir nicht eine dahingehende Angabe in der Literatur entgangen ist, als sei Niemand das Zusammenfallen zweier Häutungen mit einer nur einmaligen De- und Regeneration des Darmes besonders aufgefallen, sonst hätte man selbst an weniger günstigen Objecten als *Cybister* ein Puppenepithel nicht allein finden, sondern auch als solches erkennen müssen. Vielleicht aber nahm man, da für eine solche Deutung nicht besonders günstige Bilder vorlagen, wie ich für *Hydrophilus*, stillschweigend an, dass die parsimonia naturae bei den in der Puppe zusammengedrängten bedeutenden und tiefer greifenden Umwälzungen zwei sonst getrennte Vorgänge in einen nur um so intensivern zusammenziehe. Ich habe übrigens aus meinen Untersuchungen an *Cybister* ersehen, dass mir für die Beurtheilung der Darmmetamorphose bei *Hydrophilus* wichtige Stadien fehlten; und das zu übersehen, war nur unter der Voraussetzung möglich, dass die Natur in der erwähnten sparsamen Weise verfahre. Dass ich trotzdem über diesen Punkt Zweifel nicht los werden konnte, veranlasste mich in erster Linie zu der vorliegenden Arbeit.

Ging man aber überhaupt nicht von den kurz charakterisirten theoretischen Erwägungen aus, so musste freilich die Deutung eines wenig specialisirten und möglicher Weise als solches zuweilen kaum kenntlichen (rudimentären?) Epithels als specifisches Puppenepithel recht gewagt erscheinen. Bei *Cybister roeselii* CURTIS ist aber dieses Puppenepithel so deutlich entwickelt, dass jeder Zweifel ausgeschlossen erscheint, und die thatsächlichen Verhältnisse stimmen mit dem theoretischen Postulat einer jede Häutung begleitenden Umgestaltung des Darmepithels vollkommen überein. Da nun nicht angenommen werden kann, dass unter diesen Umständen der von mir untersuchte Käfer einen ganz exceptionellen Fall darstellt, habe ich in den Berichten der Autoren, welche dieses Gebiet bearbeitet haben, nach einer Bestätigung meiner Befunde an *Cybister* gesucht und hier und da, wie ich glaube, auch gefunden. Natürlich wird diese Bestätigung nicht einwandsfrei bleiben, solange sie nicht durch eigens auf diesen speciellen Punkt gerichtete eingehende neue Forschungen gestützt wird; denn die Angaben der Autoren hinsichtlich des von mir als Puppenepithel in Anspruch genommenen Gewebes entbehren der für eine definitive Entscheidung erforderlichen Genauigkeit meistens darum natürlich, weil ihm die Aufmerksamkeit der Beobachter, welche die für die Beurtheilung der Metamorphose wichtige Epithelschicht nicht als Puppenepithel erkannten, nicht in dem wünschenswerthen Grade zugewandt war und die Ausbildung eines dem definitiven imaginalen Epithel nicht entsprechenden, nach der Abstossung des larvalen Epithels auftretenden, mehr oder minder epithelialen Zellenstratums als eine mehr nebensächliche Erscheinung angesehen wurde. Dennoch ist das Auftreten dieser, dem Puppenepithel von *Cybister* nach meiner Auffassung entsprechenden Zellenschicht wiederholt beschrieben und sie selbst auch abgebildet worden. In WEISMANN's (1864) grundlegender Arbeit über die Musciden deuten die mitgetheilten Befunde darauf hin, dass es sich hier um ganz ähnliche Verhältnisse handelt wie bei *Cybister*. Nach WEISMANN besteht der gelbe Körper aus den zerfallenden Resten des Proventriculus. Wie andere Autoren nachweisen, handelt es sich jedoch um die Reste des abgestossenen Mitteldarmepithels. Ist letzteres thatsächlich der Fall, so lassen WEISMANN's Befunde nach dieser Correctur eine Deutung zu, welche sie mit den Ergebnissen meiner Untersuchungen am Mitteldarm von *Cybister* sehr wohl in Einklang bringen lassen. Nach WEISMANN schwimmt der gelbe Körper in einer honigartigen Masse, welche er als Secret der Mitteldarmzellen auffasst. Da nun der gelbe Körper das larvale Epithel darstellt, sind die jetzt

secernirenden Zellen dem Puppenepithel von *Cybister* gleich zu setzen, welche ebenfalls allem Anschein nach secernirend thätig sind. Der von Weismann für die Zellen des Mitteldarms beschriebene Zerfall würde sich demnach nicht auf das larvale (jetzt schon den gelben Körper formirende), sondern auf das Mitteldarmepithel der Puppe beziehen. Dieser Auffassung scheint aber die Ausbildung der „Cyste" des gelben Körpers Schwierigkeiten zu bereiten; denn ist diese Cyste wirklich, wie Rengel (1897) annimmt, die abgestossene Basalmembran, so handelt es sich auch in dem gelben Körper um die Reste des dem imaginalen vorhergehenden Epithels, und die Deutung dieser Reste als Larvenepithel wird unmöglich. Nun zeigen aber meine Untersuchungen an *Cybister*, dass es zur Ausbildung einer Cystenhülle im Umkreis des gelben Körpers (= Larvenepithel) kommen kann, welche mit der Basalmembran gar nichts zu thun hat, weil diese noch wohlerhalten an der Basis des Puppenepithels liegt, während gleichzeitig eine Cystenhülle des gelben Körpers existirt. Ein ganz ähnlicher Fall kann Weismann vorgelegen haben, und dies wird durch seine Angaben sehr wahrscheinlich gemacht, welche dahin gehen, dass diese Cyste von dem gelben Körper gebildet werde. Wäre sie ab origine bei ihm gewesen, d. h. mit der Basalmembran identisch, so hätte sie Weismann jeden Falls von vorn herein gesehen und nicht annehmen können, sie werde erst von dem gelben Körper gebildet.

Auch Kowalewsky (1887) hat am Mitteldarm der Musciden ganz ähnliche Vorgänge beobachtet, wie ich sie bei *Cybister* constatiren konnte; nur scheinen sie, wie ein Vergleich der Abbildungen lehrt, bei den Musciden sich sehr viel einfacher abzuspielen. Mit dem Fehlen der Regenerationskryptenschläuche hängt es ohne Zweifel bei den Musciden zusammen, dass von einer Abstossung des thätigen Larvenepithels, verbunden mit dessen vorläufigem Ersatz durch Kryptenhalszellen, keine Rede sein kann. Vielmehr wird das larvale Epithel als Ganzes abgestossen, was für *Cybister* nicht zutrifft, jedoch ohne dass sogleich das imaginale Epithel gebildet würde. Kowalewsky's fig. 17 zeigt diese Verhältnisse ganz unverkennbar. Die Zellenlage *ag* entspricht weder dem larvalen noch dem imaginalen Epithel und muss also in Analogie mit *Cybister* als Puppenepithel aufgefasst werden, welches freilich hier, falls die Figur zur Darstellung dieser Verhältnisse nicht ungünstig gewählt ist, nur eine sehr primitive Ausbildung zu erfahren scheint. Ob es jemals secretorische Thätigkeit entfaltet oder physiologisch functionslos bleibt, darüber sagt Kowalewsky nichts. Nach seinen Figuren (18, 21) kann man letzteres

vermuthen; denn die larvalen Zellen erhalten sich (fig. 21) ebenso lange wie das Puppenepithel (*ag*). Diese geringe Specialisirung sowie der Umstand, dass KOWALEWSKY von den innern, jede Larvenhäutung begleitenden Vorgängen am Darm nichts wusste, erklären zur Genüge, weshalb die Zellenlage *ag* von dem russischen Forscher nicht als eine besondere Gewebsschicht in ihrer ganzen Bedeutung erkannt werden konnte. Bemerkt sei übrigens, dass die wenig specialisirte Ausbildung der Zellenschicht *ag* die Vermuthung nahe legen kann, dass es sich in ihren Componenten um Aequivalente der Kryptenhalszellen oder auch um abortirte Regenerationszellen handle. Doch setzt die Entscheidung dieser Fragen eine eingehendere Kenntniss der De- und Regenerationsvorgänge im Mitteldarm der Musciden voraus, als uns von KOWALEWSKY übermittelt wird. Nach seinem Bericht wird diese Zellenschicht *ag* ebenfalls abgestossen und durch die nun erst als definitives imaginales Mitteldarmepithel zu bezeichnenden, von den Regenerationszellen der Imaginalinseln abstammenden Zellen ersetzt.

VAN REES (1889) giebt einer Anzahl kleinerer Zellen, welche er von dem abgestossenen larvalen und dem in Bildung begriffenen imaginalen Epithel unterscheidet und welche jeden Falls mit KOWALEWSKY's Zellen *ag* und also wahrscheinlich mit dem Puppenepithel gleichzusetzen sind, eine abweichende Deutung als Bindegewebe. Ich glaube aber nicht, dass diese Zellen, wie man nach VAN REES' Auffassung meinen könnte, mit jenen Bindegewebszellen zu vergleichen sind, welche nach RENGEL (1897) durch die Maschen des neu sich bildenden Epithels bei *Tenebrio molitor* in das Innere des imaginalen Mitteldarms gelangen und welche ich bei *Hydrophilus* und *Cybister* in Uebereinstimmung mit RENGEL als Bestandtheile des gelben Körpers im Darm der ältern Puppe nachweisen konnte. Die Identificirung mit KOWALEWSKY's Zellen *ag* ist wahrscheinlich richtiger. Jeden Falls sind die kleinen, mässig stark färbbaren Kügelchen, welche unregelmässig zerstreut in der Flüssigkeit schwimmen, die VAN REES theils als Ausschwitzung des contrahirten, „eingekapselten" larvalen Epithelschlauchs, theils als Secret des neuen Epithels auffasst, Derivate entweder der Zellenlage *ag* oder des gelben Körpers selbst. VAN REES erklärt, dass ihm ihre Herkunft nicht klar geworden sei.

Betreffen die bisher besprochenen Arbeiten den Darm der Musciden, einer den Coleopteren sehr fern stehenden Insectenordnung, so verdient RENGEL's (1897) Untersuchung an *Tenebrio molitor* als eines Vertreters der Coleopteren für den Vergleich mit *Cybister* ein ganz besonderes Interesse. Allerdings fehlen dem larvalen Mitteldarm von

Tenebrio die langen Kryptenschläuche, welche der Larve von *Cybister* eigenthümlich sind, und kommen erst am imaginalen Darm zur Entwicklung. Aus dieser Thatsache allein würden sich Unterschiede in der De- und Regeneration des Mitteldarms während der Nymphose ergeben müssen; aber dass bei *Tenebrio* die Entwicklung des Puppenepithels, welches uns bei *Cybister* in so hoher Ausbildung begegnet, ganz unterbleiben sollte, ist von vorn herein nicht wahrscheinlich. Wenigstens Andeutungen dieses Gewebes müssten sich bei *Tenebrio* auffinden lassen, wenn dessen Auftreten sogar bei den entfernt stehenden Musciden nach den Berichten von Weismann und Kowalewsky bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich gemacht werden konnte.

Gehen wir nun auf Rengel's Mittheilungen näher ein. Nach seiner Darstellung wird in der letzten Zeit der Larvenperiode das Larvenepithel mit der Tunica propria (Basalmembran) abgestossen. Bei *Cybister* erfolgt die Abstossung des Larvenepithels um die entsprechende Zeit, zerfällt aber in die Abschuppung des thätigen Larvenepithels und des provisorischen, von den Kryptenhalszellen gebildeten Epithels, jedoch ohne gleichzeitige Abstossung der Basalmembran. Erklärt sich der complicirtere Vorgang der Epithelabstossung bei *Cybister* hinlänglich aus dem abweichenden Bau des larvalen Mitteldarms, so liegt doch ein fundamentaler Unterschied darin, dass bei *Tenebrio* schon jetzt die Basalmembran abgestossen wird, während sie sich bei *Cybister* noch in ihrer ursprünglichen Lage erhält. Die in die gleiche Zeit fallenden Vorgänge bei *Tenebrio* und *Cybister* lassen sich also durchaus nicht als gleichwerthig ansehen.

In der ersten Zeit der Puppenperiode erfährt nach Rengel bei *T. molitor* der Mitteldarm eine starke Erweiterung. Das neue imaginale Mitteldarmepithel bildet jetzt allein die Darmwandung. Bei *Cybister* dagegen erfolgt zu der gleichen Zeit eine Erweiterung des Darmlumens, und das Puppenepithel kommt auf der larvalen Basalmembran zur Entwicklung. Die Imaginalinseln von *Tenebrio* unterscheiden sich von den Regenerationszellenhäufchen bei *Cybister* und *Hydrophilus* dadurch, dass sie dauernd neue Epithelzellen bilden, indem sie sich karyokinetisch theilen und die senilen Zellen des alten Epithels ersetzen, während dieser Process in den Kryptenschläuchen auf die Häutungen beschränkt ist. Während es bei *Cybister*, *Hydrophilus* u. a. durch die Theilungen der Regenerationszellen zur Bildung von Kryptenschläuchen kommt, führen diese bei *T. molitor* zur Ausbildung der „scheinbaren Polymorphie", und es scheint, als könne man die

basalwärts gelegenen Zellen des polymorphen Epithels zum Theil den Kryptenhalszellen gleichsetzen. Die Abstossung und der Ersatz der Epithelzellen durch Descendenten der Epithelmutterzellen findet bei *Tenebrio* dennoch fortwährend statt, ist dagegen bei den Insecten, welche einen mit langen Kryptenschläuchen ausgestatteten Mitteldarm besitzen, auf die Häutungen beschränkt. Vielleicht wäre es möglich, aus diesem Verhalten bei *T. molitor* das Fehlen des Puppenepithels zu verstehen.

Sehen wir jetzt einmal von der Interpretation ab, welche RENGEL seinen Figuren giebt, um diese unabhängig im Vergleich mit *Cybister* zu betrachten. In RENGEL's fig. 4 (Darm einer alten Larve) finden sich nach innen vom Mitteldarmepithel granulöse Massen mit dunklen grössern Kügelchen, welche die Deutung als Reste senil degenerirter Kerne sehr wohl zulassen. Da sie in der fig. 3 fehlen, vor dem Beginn der Verwandlung der Darm aber entleert wird, können sie nur von dem Epithel selbst stammen, und die Vermuthung liegt nahe, dass es sich hier um Theile des abgestossenen Larvenepithels handelt. Ich würde dann in der fig. 3 die innersten Zellen, deren Kerne sich deutlich von denen der darunter liegenden Zellen unterscheiden, als larvale, die äussern aber als pupale auffassen. Erstere liegen in fig. 4 als zerfallene Reste dem Puppenepithel (*e* RENGEL) innen eng an, letzteres lässt bereits die Degeneration seiner Kerne in der Figur sehr deutlich und genau so erkennen, wie ich es bei *Cybister* beobachtet habe. RENGEL's fig. 4 würde dann meiner Fig. 45 entsprechen, und bei *T. molitor* kommen die Regenerationskrypten, welche *Cybister* auch im Larvenleben schon besitzt, erst nachträglich (RENGEL's fig. 5) zur Entwicklung. RENGEL's fig. 5 wäre mit meiner Fig. 46 zu vergleichen; die Durchwanderung der Imaginalzellen durch die Basalmembran findet in ähnlicher Weise statt wie bei *Cybister* (RENGEL's fig. 6). RENGEL's fig. 8 lässt wie meine Fig. 48 das abgestossene Puppenepithel umschlossen von der Basalmembran erkennen und nach aussen von dieser die Zellen *sz* (RENGEL), *az* nach meiner Bezeichnung, welche ich als abortirte Regenerationszellen auffasse. Stadien, welche RENGEL's fig. 9 entsprechen, fand ich bei *Cybister* nicht, und die definitive Entwicklung des imaginalen Epithels scheint bei beiden Thieren in etwas verschiedener Weise vor sich zu gehen, welche darin ihren Grund haben dürfte, dass die bei *Cybister* stets im Vordergrund stehende Tendenz der Regenerationszellen, Kryptenschläuche zu bilden, bei *T. molitor* erst hervortritt, nachdem das imaginale Epithel gebildet worden ist und die Regenerationszellen sich zunächst in Form subepithelialer

Inselchen angeordnet haben, ein Stadium, welches bei *Cybister* überhaupt nicht oder doch nur andeutungsweise zur Ausbildung kommt.

Wenngleich der Versuch, in dieser Weise die Ergebnisse meiner Arbeit in der Hauptsache mit Rengel's Figuren in Uebereinstimmung zu bringen, berechtigt erscheint, so bin ich doch keineswegs sicher, dass er auch wirklich überall das Richtige trifft, und eine Bestätigung bleibt abzuwarten. Ist die Homologisirung aber richtig, so scheint die bei *Cybister* so klar und unverkennbar zur Beobachtung kommende Ausbildung des Puppenepithels bei *T. molitor* in so hohem Grade verwischt und undeutlich zu sein, dass eine auf dieses Object beschränkte Untersuchung das Auftreten eines für die Puppe charakteristischen Mitteldarmepithels nicht constatiren konnte. Besteht aber diese Homologie zwischen *Cybister* und *Tenebrio* nicht, so müsste eine Erklärung gefunden werden für das auffallend verschiedene Verhalten beider Käfer. Diese hätte dann an das oben über die Verschiedenheit der Epithelregeneration durch permanente oder periodische Thätigkeit der Regenerationszellen Gesagte anzuknüpfen.

Ich habe oben angedeutet, dass sich die Abstossung des Epithels während der Larvenhäutungen, auf deren letzte sich meine Beobachtungen an *Cybister* beschränken, dadurch von der während der Puppenperiode stattfindenden wesentlich unterscheiden, dass bei jenen die larvale Basalmembran erhalten bleibt, während sie im Puppendarm mit dem Epithel ins Innere des imaginalen Darms verlagert wird. Rengel (1897) versucht die Nothwendigkeit der Abstossung der Basalmembran aus der verschiedenen Länge und Ausbildung des larvalen und imaginalen Darms einerseits und aus dem plötzlichen Eintreten der Umgestaltung des Darms, welche eine entsprechende allmähliche Umbildung der resistenten Basalmembran nicht zulasse, andrerseits zu erklären. Hiernach würde man verstehen können, weshalb die larvale Basalmembran während des ganzen Larvenlebens erhalten bleibt, weil sich der Mitteldarm der vorhergehenden Larvenperiode von dem der dieser nach der Häutung folgenden kaum unterscheiden dürfte und nur ein mit der Epithelerneuerung gleichzeitiges Wachsthum ohne Formveränderung stattfindet. Dem scheinen aber Möbusz' (1897) Angaben über den Darmcanal der *Anthrenus*-Larve zu widersprechen; denn er sagt p. 116: „Auch während des Larvenlebens, und zwar während der Häutungen, finden totale Epithelregenerationen im Mitteldarm der Holometabola statt. Diese Vorgänge spielen sich in genau derselben Weise ab, wie sie während der Metamorphose und in der Imago beschrieben worden sind." — An der Berechtigung zu dieser

Verallgemeinerung wenigstens kann gezweifelt werden; denn es ist sicher, dass wenigstens bei *Cybister* die letzte Larvenhäutung, welche zur Bildung der Puppe führt, sich wesentlich dadurch von der ihr folgenden unterscheidet, dass die Basalmembran persistirt. Doch wird nach Möbusz' Bericht bei der *Anthrenus*-Larve während jeder Häutung die Basalmembran abgeworfen, wenngleich die abgestossene Basalmembran in seinen figg. 23 und 24 weder gezeichnet noch auch irgendwie bezeichnet ist. Ferner ist zu beachten, dass Möbusz die Contraction der Muscularis, das Emporheben der Basalmembran mit Epithel, das Hindurchgleiten der Krypten, die Ausbreitung ihrer Elemente nicht selbst beobachtet hat, sondern diese ganze Reihe von Erscheinungen aus den Berichten anderer Autoren ergänzt. Hierdurch wird klar, dass die Abstossung bei der Häutung der Larve keineswegs erwiesener Maassen auch wirklich genau den Vorgängen entspricht, welche bei der Bildung des Imagoepithels beobachtet werden. Vielmehr bleibt die Möglichkeit bestehen, dass, wie bei *Cybister*, nur das Epithel, nicht aber die Basalmembran abgestossen wird. Was Möbusz für Blutkörperchen hält, welche bei der Abstossung des alten Epithels zwischen dieses und das neue gelangt seien, können sehr wohl abortirte Zellen des in Neubildung begriffenen Epithels sein. Natürlich kann, was ich hier nur vermuthungsweise ausspreche, nur durch eine wiederholte Untersuchung dieser Verhältnisse sicher gestellt werden. Dass es die Basalmembran sei, wie Möbusz angiebt, welche am längsten zurückbleibe und mit der des Oesophagus verbunden so lange ein „beschauliches Dasein" führe, bis sie einmal durch einen Nahrungs- oder Kothballen abgerissen werde, ist mir wenig wahrscheinlich, zumal Anglas (1901) über diesen „Trichter" („sac noir", „membrane péritrophique") ganz andere, auf die Wespe sich beziehende Angaben macht. Nach diesem Forscher setzt er sich aus der wiederholt neu gebildeten und abgestossenen, vom Epithel ausgeschiedenen Chitinintima zusammen. Ganz ähnliche wiederholte Abstossungen der innersten resistenten Plasmaschicht habe ich bei *Cybister* beispielsweise im Kropfabschnitt des Vorderdarms beobachtet.

Karawaiew (1899) bildet in seiner fig. 14 „platte, im Querschnitt spindelförmige Zellen" ab, welche er zu dem abgestossenen larvalen Epithel rechnet. Weder aus der Figur noch aus dem Text lassen sich sichere Daten darüber entnehmen, ob es sich hier um Abortivzellen der Imaginalinseln oder um ein rudimentäres Puppenepithel handelt.

Ein besonderer Modus der Epithelregeneration scheint sich nach Anglas' (1901) Bericht bei einigen Hymenopteren herausgebildet zu haben. Bei der Wespe soll im Mitteldarm vom Anfang des Larvenlebens an eine theilweise Erneuerung der Epithelzellen stattfinden, welche in einem Eliminationsprocess von Protoplasmatheilen bestehe. Dieser bewirke eine Art von Zweitheilung der Zelle, der kernlose Theil degenerire, während der kernhaltige als Larvenzelle bestehen bleibe und den verloren gegangenen kernlosen Theil regenerire. Diese Angaben Anglas' erinnern sehr an gewisse Vorgänge, welche ich bei *Cybister* im Dünndarm beobachten konnte. Man ist versucht anzunehmen, dass es sich bei dieser Art der Regeneration um sehr primitive Verhältnisse handelt, von welchen man ausgehen könnte, um als ersten Fortschritt die Thatsache anzutreffen, dass nicht mehr nur Theile der Epithelzellen, sondern diese in toto abgeworfen werden, eine Stufe, welche von der Wespe erst während der Nymphose erreicht wird. Aber für die Beantwortung solcher Fragen reicht unsere Kenntniss nach meiner Ueberzeugung bei weitem noch nicht aus, und es kann sich auch um eine secundäre Erwerbung handeln. Nach Anglas lösen sich während der Metamorphose die larvalen Zellen an der Basis los und gelangen in das Darmlumen, nachdem die jungen Zellen sich auf Kosten der alten ernährt, sich ausgebreitet haben und zu einem zusammenhängenden Ring verschmolzen sind, welcher das embryonale Gewebe des definitiven Epithels darstellt. Im Gegensatz zu der Abstossung bei jüngern Larven werde hier der Kern mit abgeworfen, und das einzige Residuum des alten Epithels sei das von den Ersatzzellen assimilirte Protoplasma. Als Bestätigung meiner Befunde bei *Cybister* können Anglas' Angaben, wie aus dem Mitgetheilten erhellt, nicht herangezogen werden. Auf die Anschauung dieses Forschers über die Ableitung der imaginalen Mitteldarmwand von Amöbocyten, welche mit den Epithelzellen des larvalen Mitteldarms nicht gleicher Abstammung seien, gehe ich hier nicht näher ein, halte sie aber mit Rücksicht auf die übereinstimmenden Angaben vieler Autoren und meine eigene Erfahrung an *Hydrophilus* für verfehlt.

Vaney (1902) macht weder im Text noch durch seine Figuren irgendwelche Mittheilungen, welche auf ähnliche Verhältnisse bei den Dipteren schliessen lassen wie bei *Cybister*. Selbst die zu Gunsten einer möglichen Homologie von mir herangezogenen Angaben anderer Autoren, insbesondere Kowalewsky's (1887), finden durch ihn keine Bestätigung, so dass das Auftreten eines Puppenepithels wenigstens

bei den von ihm untersuchten Objecten sehr in Frage gestellt ist. — Auf die Möglichkeit, dass ein Puppenepithel bei manchen Insecten thatsächlich nicht zur Entwicklung kommt, werde ich noch zurückkommen.

Sehr günstig für die Feststellung homologer Verhältnisse bei *Cybister* und andern Insecten erscheint die neueste Arbeit auf diesem Gebiet, in welcher Pérez (1903) seine Studien an *Formica rufa* L. veröffentlicht hat. Pérez beobachtete, dass am Anfang der Nymphose, wenn die Larve ihren Cocon spinnt, „une assez grand nombre de cellules épithéliales larvaires tombent de l'estomac dans le rectum". Diese Zellen dürften dem abgestossenen thätigen Larvenepithel von *Cybister* entsprechen. Gleich nach der Abstossung dieser Zellen unterliege der Magen einer starken Verringerung seines Volumens, welche so weit gehe, dass er vollständig von der dichten Masse der Larvenzellen ausgefüllt sei. Diese letztern werden bald im Innern des neuen Magens verdaut, welcher noch lange Zeit sein reducirtes Lumen bewahre. Bei der kurz vor der Verpuppung stehenden Larve seien die Larvenzellen fast ganz verschwunden. Diese Verdauung des Larvenepithels durch das Puppenepithel findet in bester Uebereinstimmung mit Pérez' Beobachtung auch bei *Cybister* statt. Hier sagt Pérez, p. 221, wörtlich: „C'est à ce stade que l'assise imaginale présente le plus nettement l'aspect d'un épithélium cylindrique." Die dieses Stadium wiedergebende fig. 8, tab. 10 lässt sogar die Andeutung eines Stäbchensaums erkennen, welcher den larvalen Zellen fehlt. Ich zweifle kaum daran, dass dieses von Pérez als „assise imaginale" bezeichnete Epithel dem Puppenepithel von *Cybister* durchaus entspricht; denn Pérez berichtet weiter (p. 222), dass im Augenblick der Häutung zur Puppe das Lumen des neuen Magens mit einem eosinophilen Coagulum angefüllt sei, welches er als Product der Verdauung der larvalen Elemente (= gelber Körper bei *Cybister*) ansieht und dass, was ich ganz besonders hervorhebe, nach der Verwandlung die Epithelzellen (= Puppenepithel von *Cybister*) ihre cylindrische Gestalt nicht lange beibehalten. Die Veränderung, welche sie erleiden, bringt Pérez in Zusammenhang mit der Absorption des Mageninhalts. Das Coagulum (der gelbe Körper) verschwinde dann allmählich (wahrscheinlich tritt es, wie bei *Cybister*, in den Enddarm über) und es werde eine ziemlich grosse Anzahl von Zellen (= dem Puppenepithel von *Cybister*) in das Darmlumen abgestossen, wo sie sphärische Gestalt annehmen und verdaut würden. In den ältern Nymphen sei der Magen relativ reducirt in Folge der Ausstossung von vielen seiner Zellen. Das

imaginale Epithel (fig. 9 Pérez) unterscheidet sich hier, wie ein vergleichender Blick auf Pérez' Figuren lehrt, von dem der Puppe, welches, wie bei *Cybister*, den gelben Körper verdaut, durch das Fehlen einer modificirten innern Randpartie (Stäbchensaum) und durch die Form seiner Zellen, welche convex in das Lumen vorspringen. — Ich konnte kaum eine schönere, in allen Hauptpunkten vollständigere Bestätigung erwarten, als sie durch Pérez' eingehende Beobachtungen für meine Befunde an *Cybister* gegeben wird. Die Uebereinstimmung zwischen Pérez und mir wäre vollständig, wenn der französische Forscher, von denselben Gesichtspunkten ausgehend wie ich, auch das Puppenepithel als solches erkannt und bezeichnet hätte.

Die Arbeiten von Frenzel (1886) und Verson (1897, 1898) habe ich in meiner vorläufigen Mittheilung (in: Zool. Anz., V. 26, No. 703, 1903) schon als solche erwähnt, deren Inhalt mit meinen Resultaten wohl übereinstimmt. Was Frenzel (1886) über die Hymenopterenpuppen sagt, dass nämlich die Epithelzellen im Mitteldarm abgestossen werden und, wie es scheine, zunächst wieder ganz ähnliche Zellen gebildet werden, bevor sich schliesslich das Epithel völlig ändere, ist durch Pérez inzwischen bestätigt und vollkommen sicher gestellt worden. Was Frenzel nur andeutet oder wenigstens nicht mit Bestimmtheit ausspricht, hat Pérez mit allen Einzelheiten beobachtet, und durch seine Mittheilungen wird die Uebereinstimmung mit *Cybister* evident. Andrerseits erfahren Frenzel's Angaben über *P. chrysorrhoea* L. durch Verson (1897, 1898) theils eine Bestätigung, theils eine Berichtigung, so dass also wenigstens bei den Lepidopteren (*P. chrysorrhoea* L., *Bombyx mori* L.), den Hymenopteren (*Formica rufa* L.) und Coleopteren (*Cybister*) die Bildung eines Puppenepithels für die genannten Formen als sicher constatirt angesehen werden kann. Für die Dipteren wird dasselbe sehr wahrscheinlich gemacht durch Kowalewsky's Figuren.

Dem gegenüber sind aus den Mittheilungen einer Anzahl von Autoren nur sehr unsichere oder gar keine Daten zu Gunsten des Auftretens eines Puppenepithels zu entnehmen, und man wird einstweilen mit der Möglichkeit rechnen müssen, dass es bei manchen Insecten thatsächlich nicht mehr zur Entwicklung kommt. Die schon bei der Larve vorhandene Ausbildung wohlentwickelter Kryptenschläuche scheint einen weiter vorgeschrittenen Zustand zu beweisen, als wir ihn bei Dipteren, Hymenopteren u. a. jeden Falls sehr hoch specialisirten Insectenformen antreffen. Bei *Tenebrio molitor* wird diese höhere Ausbildungsstufe des Mitteldarms erst spät (während der Puppenperiode) erreicht, während wir bei *Hydrophilus* nur am Schluss

der Embryonalentwicklung die einfachen Regenerationsinseln finden, welche bei vielen Insecten sich nie bis zur Stufe der Kryptenschlauchbildung erheben, eine Stufe, welche nach Rengel (1897) von *Tenebrio molitor* während der Metamorphose, von *Hydrophilus* schon in der ersten Zeit der Larvenperiode erreicht wird. Liegt es somit sehr nahe, die Ausbildung von Kryptenschläuchen als jüngere Entwicklungsform den primären einfachen Imaginalinseln gegenüber zu stellen, so ist damit doch für das richtige Verständniss der Ausbildung oder des Fehlens eines specifischen Puppenepithels nichts gewonnen. Wäre sein Auftreten ein primitives Verhalten, so würden wir es in erster Linie bei Insecten mit einfachem Mitteldarm zu finden erwarten; als secundäres Verhalten aber müsste es vornehmlich den Insecten mit Kryptenschläuchen des Mitteldarms zukommen. Nach Pérez' und meinen Beobachtungen aber findet es sich sicher bei beiden. Ich glaube nach dem Stande unseres heutigen Wissens, welches noch als recht lückenhaft bezeichnet werden kann, nicht annehmen zu dürfen, dass es sich in der Ausbildung eines Puppenepithels um einen cänogenetischen Vorgang, eine Neuerwerbung handle; ich bin vielmehr der Ansicht, dass die Entwicklung des Puppenepithels eine ontogenetische Parallelerscheinung der Phylogenesis des Mitteldarms ist, d. h. eine ontogenetische Recapitulation eines phylogenetischen Stadiums, welches so alt ist wie die Puppenform der Insecten überhaupt. Als solche müsste es sich bei allen holometabolen Insecten nachweisen lassen, und sein Fehlen würde als secundäre Erscheinung, seine schwache Ausbildung als rudimentär angesehen werden müssen. Das Rudimentärwerden muss für jeden einzelnen Fall aus den besondern Verhältnissen erklärt werden. Für die Dipteren ist es vielleicht die kurze Dauer der Metamorphose, welche zur Erklärung herangezogen werden könnte.

2) Vorder- und Enddarm.

Ein weiteres Ergebniss meiner Studien an *Cybister* ist die Thatsache, dass sich im Oesophagus und deutlicher noch im ganzen Enddarm entsprechende Veränderungen des Epithels nachweisen lassen wie im Mitteldarm, dass also der gesammte Darm der Puppe eine Vorstufe des imaginalen Darms darstellt, nicht aber der Larvendarm ohne diese Zwischenstufe sich in den definitiven Darm umbildet.

Durch Verson (1897, 1898) und Möbusz (1897) sind wir darüber unterrichtet, dass jede Larvenhäutung von einer Proliferation des vordern und hintern Imaginalrings begleitet ist und dass diese Darmabschnitte eine Umgestaltung erfahren. Nach Verson (1897, 1898)

dient die Proliferation der Keimringe fast ausschliesslich zur Vergrösserung der sie enthaltenden Klappen, doch liefern sie auch einen gewissen Beitrag für das Wachsthum des Oesophagus und des Enddarms. Wie bei der Metamorphose, gesellen sich auch hier die durch Theilung entstandenen Zellen den Schwesterzellen früherer Emissionen zu, ohne dass diese verdrängt oder überwuchert würden. Dass bei *Cybister* die Thätigkeit der Imaginalringe sich ganz ähnlich gestaltet und dass ein grosser Theil der Larvenzellen sich erhält und nur eine Umgestaltung erfährt, welche Verson ebenfalls beobachtet hat, habe ich bereits dargelegt. Weniger bestimmt sind Möbusz' (1897) Angaben. Er glaubt aus beiläufig gemachten Beobachtungen schliessen zu können, dass auch der Vorder- und Hinterdarm mehr oder weniger tief greifende Veränderungen während der Larvenhäutungen erleidet.

Auf Grund dieses Verhaltens des Vorder- und Enddarms während der Larvenhäutungen sind wir zu der Erwartung berechtigt, dass diese Veränderungen einmal stattfinden müssen bei der Häutung der Larve zur Puppe und ferner bei dem Uebergang von der Puppe zu der Imago. Bei *Cybister* habe ich auch in Uebereinstimmung mit dem Verhalten des Mitteldarms diese Erwartung durchaus bestätigt gefunden; aber mit dieser Beobachtung stehe ich, wenn mir übereinstimmende Angaben in der Literatur nicht entgangen sind, vorläufig noch allein in der Reihe der Autoren, welche die Regeneration dieser Darmabschnitte zum Gegenstand ihrer Aufmerksamkeit gemacht haben. Doch steht zu erwarten, dass die Bestätigung meiner Befunde nicht ausbleiben wird, wenn die künftige Forschung mehr auf diese speciellen Verhältnisse ihr Augenmerk richten wird.

Ich gebe im Folgenden nur eine kurze Uebersicht, aus welcher erkannt werden kann, inwiefern meine Beobachtungen am Oesophagus und Enddarm mit den Befunden früherer Autoren übereinstimmen oder von diesen abweichen.

Weismann (1864) berichtet, dass bei den Musciden der ganze Vorder- und Enddarm zerfällt und bis zum Ende des 4. Tages wieder aufgebaut wird. Der neu gebildete Dünndarm sei bei der Imago bedeutend kürzer als bei der Larve. — Bei *Cybister* findet diese vollständige Zerstörung der beiden Darmabschnitte nicht statt und beschränkt sich auf eine grössere Anzahl degenerirender Larvenkerne. Der Dünndarm wird ebenfalls in durchaus anderer Weise regenerirt und erleidet überhaupt keinen (oder nur einen sehr geringen) Verlust an Zellen. Vielleicht erklärt sich dieses verschiedene Verhalten aus

dem Umstand, dass der Dünndarm der *Cybister*-Larve in seiner Länge dem imaginalen vollkommen gleich ist, während bei den Musciden naturgemäss die Degeneration in demselben Darmabschnitt darum sehr viel intensiver sein muss, weil ein grosser Theil des larvalen Dünndarms nicht in die Imago übertreten kann, also beseitigt werden muss.

Im Allgemeinen stimmt KOWALEWSKY (1887) mit WEISMANN überein, doch findet er, dass sich am vordersten Ende des Oesophagus, wie ich es auch bei *Cybister* sicher constatiren konnte, larvale Zellen erhalten. Wie schon früher erwähnt, sind meine mit KOWALEWSKY übereinstimmenden Angaben über *Hydrophilus* dahin zu berichtigen, dass eine active Intervention von Phagocyten nicht stattfindet.

VAN REES (1889) kommt zu andern Anschauungen über die De- und Regeneration des Vorder- und Enddarms der Musciden als WEISMANN und KOWALEWSKY, und seine Angaben stimmen zum Theil besser mit meinen Beobachtungen an *Cybister* überein. So meint VAN REES, dass der imaginale Vorderdarm aus der Wand des larvalen zum grössten Theil in der Weise hervorgehe, dass die larvalen Zellen durch wiederholte Theilungen zum kleinzelligen Epithel des neuen Oesophagus umgewandelt werden. Das gleiche Verhalten zeigt bei *Cybister* der vorderste Oesophagusabschnitt, und es ist auch für die nach stattgehabter Regeneration nicht resorbirten Larvenzellen der übrigen Oesophagusabschnitte sehr wahrscheinlich. Nach VAN REES geht nur der vordere Theil des larvalen Hinterdarms zu Grunde, während das Epithel des Rectums wenigstens grössten Theils für die Neubildung erhalten bleibt, welche von hinten nach vorn vorschreitet. Diese Regeneration gehe vielleicht vom Endabschnitt aus, erstrecke sich aber weiter auch über das übrige Epithel des Rectums. Unter wiederholten Zelltheilungen werde das kleinzellige Epithel des definitiven Rectums gebildet. — Der vorderste Theil des larvalen Hinterdarms zeigt demnach ein anderes Verhalten bei den Musciden als bei *Cybister*, wo er nicht zerstört wird, sondern sich unter Betheiligung der Imaginalzellen regenerirt. Dagegen stimmt VAN REES' Bericht über die Umbildung des Rectums im Allgemeinen mit meinen Beobachtungen an *Cybister* überein.

Auch bei *Tenebrio molitor* findet eine Zerstörung des Epithels nach RENGEL's (1897) Untersuchungen wohl ebenso wenig statt wie bei *Musca vomitoria* und *Cybister*. Wenigstens hat RENGEL den Vorderdarm nie ohne Epithel gesehen; doch vermuthet er, dass die alten Zellen von den jungen resorbirt werden. Dagegen lässt sich kaum etwas einwenden, so lange man nur die larvalen Zellen in Be-

tracht zieht, welche mit den imaginalen in Berührung kommen. Ich habe hierüber schon früher gesprochen.

Der sehr allgemein von den Forschern an der Grenze zwischen Mittel- und Vorderdarm gefundene Imaginalring des Oesophagus, von welchem Rengel (1897) für *Tenebrio* angiebt, dass er morphologisch nicht scharf hervortrete, wird von Karawaiew (1898) der Larve von *Lasius flavus* abgesprochen. Während der End- und der Dünndarm der Larve mit Ausschluss der vordern Wand des letztern allmählich in die entsprechenden Darmabschnitte der Imago übergehen, sich also ähnlich verhalten wie der Dünndarm bei *Cybister*, unterliegt nach Karawaiew nur der Dickdarm einer Metamorphose, welche darin besteht, dass die grosszelligen Lamellen desselben zu Grunde gehen und von den kleinzelligen, in die Breite wachsenden Lamellen ersetzt werden. Bei der Verschiedenheit der histologischen Beschaffenheit des Dickdarms bei der *Lasius*- und *Cybister*-Larve kann es nicht befremden, wenn auch die Regeneration sich in verschiedener Weise abspielt. Bei *Anobium paniceum* hat Karawaiew (1899) hier überhaupt keine Metamorphose beobachtet.

Sehr gut stimmen Anglas' (1901) Beobachtungen an der Biene und Wespe mit meinen Erfahrungen überein. Er beobachtet eine Proliferationszone an der Verbindung des Oesophagus mit dem Mitteldarm, deren Gewebselemente sich fortschreitend an Stelle des Larvenepithels ausbreiten; doch könne man nicht sagen, das neue Epithel schiebe sich unter noch über das alte, sondern es vereinige sich mit ihm. Die larvalen Elemente nehmen mehr und mehr Theil an der Proliferation, und die, welche sich nicht vermehren, degeneriren und werden von dem jungen Gewebe aufgelöst, welches sie umgiebt. Wie schon gesagt, beurtheile ich die mir vorliegenden Bilder bei *Cybister* durchaus in Uebereinstimmung mit Anglas und habe, wie er, gefunden, dass eine scharfe Grenze zwischen der regenerirten und der nicht regenerirten Zone nicht gezogen werden kann. Wenn Pérez (1903) zu Anglas' Angaben bemerkt: „Il parait difficile d'admettre que, parmi ces cellules toutes sembables d'un épithélium, les unes disparaissent, digérées, tandisque leurs voisines prendraient part à une prolifération", so scheint mir diese theoretische Schwierigkeit doch nur so lange zu bestehen, wie man annimmt, dass die Epithelzellen thatsächlich alle ganz gleich beschaffen sind und darum auch bei der Regeneration das gleiche Schicksal haben müssten. Da diese Gleichheit aller Zellen aber von vorn herein gar nicht angenommen werden kann und ferner noch dadurch sehr problematisch wird, dass sich sicher in

Folge der Zellenemissionen während der Larvenhäutungen die einzelnen Zellen in sehr verschiedenen Zuständen ihrer Lebensenergie befinden, kann es auch nicht befremden, dass nach Maassgabe ihrer grössern oder geringern Energie die Epithelzellen theils proliferiren, theils degeneriren und resorbirt werden.

Hinsichtlich des Enddarms komme ich zu andern Resultaten als Anglas. Er findet, dass bei der Wespe die Erneuerung des ganzen Hinterdarms durch die Proliferation eines Imaginalrings bewirkt werde, welcher am Ursprung der Vasa Malpighii liege, an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm. Die Proliferation schreite nach und nach vorwärts, und hier sei die Grenze zwischen der erneuerten Region und der noch nicht regenerirten deutlicher als im Oesophagus. Ich weiss nicht, ob Anglas auch hier die Persistenz von Larvenzellen annimmt. Bei *Cybister* kann sie für den ganzen Dünndarm nicht bezweifelt werden, und auch der Pylorusabschnitt, welcher sich allein bei diesem Object unter Betheiligung imaginaler Zellen regenerirt, sowie Rectum und Coecum der Imago enthalten nach meiner Ueberzeugung umgewandelte Larvenzellen. — Ich möchte noch bemerken, dass die von Anglas in fig. 10 dargestellten Verhältnisse sehr an die Bilder erinnern, welche ich bei *Cybister* gefunden und in Fig. 67 dargestellt habe. Wenn ich auch bei dem Mangel an eigenen Untersuchungen an den von Anglas studirten Objecten nicht entscheiden kann, ob bei den Hymenopteren und *Cybister* übereinstimmende Bilder vorliegen, so liegt doch die Vermuthung nahe, dass das von Anglas mit *epi* bezeichnete Epithel dem Pylorusepithel von *Cybister* entspreche, während *ep. l. v* dem Dünndarm des von mir untersuchten Käfers gleichwerthig sei. Daraus erklärte sich dann das Vorhandensein einer schärfern Grenze zwischen Anglas' larvalem und imaginalem Epithel. Dass die vordere Partie unter Proliferation vom Imaginalring aus regenerirt wird, stimmt mit meinen Beobachtungen an *Cybister* gut überein. Eine dem Pylorusabschnitt gleichwerthige Darmpartie ist von Rengel (1897) für *Tenebrio molitor* beschrieben worden, wenn hier auch seine histologische Differenzirung nicht so ausgeprägt zu sein scheint wie bei *Cybister*; doch besitzt er auch bei *T. molitor* eine Häkchenintima und starke Ringmuskeln, doch kein speciell differenzirtes Epithel. Es ist nicht ausgeschlossen, dass auch bei der Wespe eine gleichwerthige, aber nur wenig specialisirte Partie vorliegt, welche, wie bei *Cybister*, regenerirt wird, indem eine Zellenemission vom Imaginalring aus stattfindet.

Vaney (1902) constatirt bei den von ihm untersuchten Dipteren ebenfalls Imaginalringe als Ausgangspunkte für die Regeneration. Der hintere Imaginalring liege bei *Tanypus* auf gleicher Höhe mit den Mündungen der Vasa Malpighii, bei *Gastrophilus* dagegen etwas hinter deren Einmündung. Ausserdem existire bei diesem Thier noch ein Imaginalring im Rectum („région rectale"), ähnlich wie es Karawaiew (1898) bei *Lasius* fand. Die Regeneration geschehe bei *Gastrophilus* wie am Oesophagus mit Intervention von Körnchenkugeln, und das Epithel des Enddarms gehe aus 2 Scheiben oder Ringen hervor, welche je an einem Ende dieses Darmabschnitts ihre Lage hätten. Im Oesophagus finde eine Degeneration des alten Epithels statt bei *Gastrophilus*, und zwar könne sie sich abspielen unter Betheiligung von Phagocytosen. Der Wiederaufbau geschehe durch die Zellen der bei *Gastrophilus* vorhandenen vordern Imaginalscheiben („disques buccaux") und des vordern Imaginalrings („anneau imaginal antérieur"). Ich finde bei *Cybister* sowohl für den Oesophagus als auch für den Enddarm nur einen Imaginalring. Doch könnte man von einem solchen allenfalls auch an der Stelle der Einmündung des Dünndarms in das Rectum sowie am Ende des Rectums sprechen, wenn man rein physiologisch diejenigen Stellen als Keim- oder Imaginalringe bezeichnen will, an welchen zuerst eine Zellenproliferation bemerkt wird. Zieht man indessen auch das morphologische Verhalten dieser Partien in Betracht und lässt die Bezeichnung als Imaginalring davon abhängen, ob von den übrigen Zellen unterscheidbare Elemente in weniger differenzirtem Zustand sich nachweisen lassen, so fehlen bei *Cybister* an den genannten Stellen Imaginalringe.

Von einer Betheiligung der Phagocyten an der Zerstörung des larvalen Epithels ist bei *Cybister* sicher nicht die Rede; ich habe diesem Punkte aus Anlass des Vergleichs mit *Hydrophilus*, bei welchem ich irrthümlich zu ähnlichen Anschauungen kam wie Vaney, ganz specielle Sorgfalt gewidmet. Man könnte vielleicht zweifeln, ob es sich bei den Dipteren thatsächlich um Phagocytosen handelt; doch hat Vaney die Erfahrungen mehrerer Autoren auf seiner Seite. An sich erscheint bei den intensiven Regenerationsvorgängen bei den Dipteren, welche wohl passend mit einem acuten Krankheitsprocess verglichen worden sind, die Betheiligung von Phagocyten allerdings nicht ausgeschlossen, wenngleich Van Rees sie bei *Musca vomitoria* nicht beobachtet hat.

Bei der grossen Uebereinstimmung, welche die Beobachtungen Pérez (1903) hinsichtlich des Mitteldarms mit meinen Erfahrungen an

Cybister zeigen, musste ein Gleiches auch für den Vorder- und Enddarm erwartet werden. Für den erstern nun trifft dies auch zu. Der imaginale Oesophagus von *Formica rufa* L. zeigt eine ähnliche, wenn auch nicht so complicirte Differenzirung seiner Abschnitte wie der von *Cybister*. Dem entsprechend muss auch der Aufbau dieses Darmtheils bei beiden Thieren sehr ähnlich erfolgen. Pérez findet an der Grenze zum Mitteldarm einen Imaginalring, welchen Karawaiew nicht gesehen hat. Der kurze Oesophagus scheint Pérez nicht zerstört zu werden, wenigstens nicht in seiner vordern Partie. Diese lässt also, wie bei *Cybister*, ihre Persistenz vom Larvenleben bis zum imaginalen Zustand sicher erkennen. In Uebereinstimmung mit mir beobachtet Pérez in der Region der activen Proliferation eine partielle Abstossung des Larvenepithels in das Lumen; denn zwischen der Lage der kleinen Kerne des Imaginalrings finde man einige unregelmässig zerstreute Kerne, welche hinlänglich als larvale Kerne zu erkennen seien. Ich war nur in so fern glücklicher als Pérez, als ich ein Stadium fand, in welchem diese abgestossenen Larvenzellen ihren Zusammenhang noch bewahrt haben (Fig. 9). Eine Degeneration der Zellen des Oesophagus hat Pérez nicht beobachtet, während sie bei *Cybister* ganz unverkennbar ist, wenn sie auch allerdings nicht zu einer vollständigen Zerstörung und Resorption des larvalen Epithels führt.

Der Enddarm von *Formica rufa* L. besitzt nach Pérez einen Imaginalring. Während der vordere Enddarmabschnitt keine bemerkenswerthen Modificationen erleidet und sich nur durch die Proliferation des Imaginalrings verlängert, aber keine Degeneration seines Epithels bemerkt wird, erleidet das Rectum („gros intestin") starke Umformungen. Seine grossen Zellen werden unter Degenerationserscheinungen von den sich unter sie schiebenden proliferirenden kleinen Zellen aus ihrer Lage verschoben und scheinen später in den Hohlraum des Darms zu fallen. — Nach diesen Mittheilungen Pérez' verhält sich der vordere Enddarmabschnitt bei *Formica rufa* ähnlich wie der Pylorusabschnitt bei *Cybister*. Der Modus der Neubildung des Rectums aber ist bei beiden Thieren recht verschieden. Nur die Thatsache tiefer greifender Umformungen lässt sich bei beiden übereinstimmend feststellen.

3) Darmmusculatur.

Die Wiederholung der Neubildung des Darms bei dem Uebergang von der Larven- zur Puppenperiode und von der letztern zur Imaginal-

form spricht sich nicht allein bei dem Epithel sämmtlicher Darmabschnitte mehr oder weniger deutlich aus, sondern kommt auch durch das Verhalten der Musculatur zum Ausdruck. Ich habe darauf hingewiesen, dass am vordern Abschnitt des Oesophagus, am Mitteldarm und am Pylorusabschnitt eine Erneuerung oder, genauer, eine Auffrischung der larvalen Muskeln stattfindet, welche in bald deutlicher, bald weniger scharf hervortretenden Veränderungen der Muskelfasern besteht, ohne dass diese jedoch aufgelöst oder so stark reducirt werden, bis die Bedingungen für eine Vermehrung der Kerne und der Muskelelemente gegeben sind. In wie fern dieser Vorgang mit ähnlichen Erscheinungen während der Larvenhäutungen übereinstimmt und ob die Muskeln des Darms während dieser Perioden überhaupt ähnliche Veränderungen erleiden, werden künftige Untersuchungen zu entscheiden haben. Jeden Falls machen es meine Befunde an *Cybister* sehr wahrscheinlich, dass die Vorgänge der Epithelregeneration auch bei allen frühern und nicht nur bei der letzten Häutung der Larve (bei der Verwandlung in die Puppe) von ähnlichen Veränderungen innerhalb der Musculatur begleitet sind. Welcher Art aber diese Veränderungen sind, ob eine Reduction bis zur Möglichkeit der Kernvermehrung und des Wachsthums stattfindet wie nach der Vollendung des Puppendarms, muss einstweilen dahingestellt bleiben. — Nachdem also der Puppendarm gebildet ist und sich in der geschilderten Weise zum definitiven Darm entwickelt, unterliegt die Musculatur ebenfalls wieder einer Reduction und Neubildung, welche aber unter sehr viel tiefer greifenden Umformungen stattfindet als bei der Umwandlung der Larve zur Puppe. Nur die Muscularis des Kaumagens, Kropfes und Oesophagusstiels verhält sich in so fern abweichend, als schon die während der Larvenperiode beginnenden Umbildungen zu einer vollständigen Reduction und darauf folgenden Vermehrung der Muskelelemente führt, so dass also hier zwei bei den übrigen Abschnitten des Darms getrennte Vorgänge in einen zusammenfallen. Wahrscheinlich steht dies mit dem starken Wachsthum der Musculatur in diesen Oesophagusabschnitten in Zusammenhang, sowie mit dem Umstand, dass es sich im Kaumagen und zum Theil im Kropf um Neubildungen handelt, welche vom Imaginalring geliefert werden und der Larve fehlen. — Wie sich die De- und Regeneration im Einzelnen abspielt, habe ich schon ausführlich mitgetheilt, und ich will nur noch in aller Kürze auf die Literatur eingehen, soweit sie sich auf die Darmmusculatur bezieht.

Nach Weismann (1864) ist am 3. Tag der Puppenperiode das Muskelnetz noch nicht vollständig zerfallen, und zuweilen sind auch

am 4. Tag noch Spuren vorhanden, welche aber später ganz verschwinden. Ueber die Neubildung hat Weismann nichts Sicheres ermittelt; doch glaubt er, dass die Elemente der imaginalen Musculatur aus dem „zellenbildenden Depot der flüssigen Fettmasse in der Leibeshöhle" herstammen. Das Auftreten „kurzer, blasser, spindelförmiger Zellen, welche durch Verschmelzung die Muskelbänder" bilden, erinnert an die Verhältnisse, welche ich bei *Hydrophilus* und am Mitteldarm von *Cybister* constatiren konnte.

Kowalewsky (1887) leitet dagegen die imaginalen Muskelzellen von Zellengruppen ab, welche den Imaginalscheiben des Darms aussen anliegen. Die larvalen Muskeln werden in ihrer Gesammtheit zerstört und von Phagocyten aufgenommen. Schon am Anfang des 3. Tages der Puppenperiode hat sich die neue Musculatur gebildet.

Van Rees (1889) spricht sich speciell über die Darmmusculatur nicht eingehend aus; und da diese sich häufig anders zu regeneriren scheint als die Körpermuskeln, können seine die letztern betreffenden Angaben nicht ohne weiteres auf jene bezogen werden.

Vaney (1902) ist geneigt anzunehmen, dass die Muskeln, nachdem sie eine Degeneration erfahren haben „s'édifient aux dépens de cellules dérivant du disque imaginal". Bei *Gastrophilus* greifen die Phagocyten bei der Zerstörung der larvalen Muskeln ein, jedoch erst nachdem die Muskeln eine merkliche Degeneration erfahren haben. Hinsichtlich des Wiederaufbaus sagt Vaney: „Il semble qu'il y ait une origine commune entre les cellules épithéliales et les cellules musculaires"; und ferner: „les muscles du tube imaginal se forment à l'aide, soit de cellules provenant des anneaux imaginaux et se différenciant assez tard des cellules épithéliales, soit de myocytes en fuseau provenant du mesenchyme des disques".

Nach den angeführten Berichten scheint bei den Dipteren thatsächlich eine Zerstörung der larvalen Muskeln durch Phagocyten stattzufinden. Wenigstens herrscht in dieser Hinsicht noch die meiste Uebereinstimmung unter den Autoren. Hinsichtlich des Wiederaufbaues und der Descendenz der imaginalen Muskeln aber gehen die Ansichten aus einander. Meine Befunde an *Cybister* bestätigen keine der über die Dipteren gegebenen Mittheilungen; denn bei diesem Käfer findet weder eine active Intervention von Phagocyten statt, welche geformte Muskelbestandtheile in sich aufnehmen, wenngleich in der Umgebung der degenerirenden Fasern Leukocyten sich ansammeln; noch auch unterliegt es einem Zweifel, dass die imaginalen Muskeln aus den larvalen hervorgehen und dass sich an ihrem Aufbau nur ab

origine in den Muskelfasern gelegene imaginale Kerne betheiligen, während ihre Abstammung von heterogenen Gewebselementen ausgeschlossen ist.

Nach Korotneff (1892) nehmen bei *Tinea* die Leukocyten absolut keinen Antheil an der Degeneration der Gewebe. „Die Entstehung aller Imaginalmuskeln ist als Reformation der Larvenmuskeln anzusehen. — Die Fibrillen degeneriren, ohne dass die erzeugende Kraft der Muskelzelle dabei etwas verliert. Sie behält die Fähigkeit sich zu vermehren und eine Neigung, wieder Fibrillen zu erzeugen." — Wenn auch im Einzelnen bei *Tinea* nach Korotneff's (1892) Bericht die Regeneration der Muscularis in etwas anderer Weise stattzufinden scheint als bei *Cybister*, so stimme ich doch in den angeführten Punkten mit diesem Forscher durchaus überein und ebenso mit Ganin (1877) wenigstens darin, dass die Muskelzellen die Umwälzungen der Histiolyse überdauern und später neue Fibrillen bilden. Auch durch Verson's (1898) Untersuchungen wird es bestätigt, dass die Metamorphose der Musculatur sich bei den Lepidopteren sehr ähnlich abspielt wie bei *Cybister*. Doch gesteht Verson (1898) den Phagocyten eine gewisse, allerdings untergeordnete Rolle bei der Zerstörung der Muskeln zu. Er sagt: Es „kann mit voller Bestimmtheit nachgewiesen werden, dass Phagocyten als solche nur viel später auftreten und eingreifen: wenn das Werk der Zerstörung nämlich so weit gediehen ist, dass nur die endgültige Zerstücklung unscheinbarer Reste übrig bleibt und die Ueberführung derselben in circulationsfähige Lösung". Bei *Cybister* lässt sich nur beobachten, dass während der Degeneration oder richtiger Reduction der Muskelfasern Leukocyten auftreten, welche aber höchstens Bestandtheile der Muskelfasern aufnehmen, welche von diesen nach aussen abgegeben werden, dass also eine eigentliche Phagocytose nicht stattfindet. Ueber die Genese der imaginalen Muskeln konnte Verson nichts Sicheres ermitteln, doch sagt er: „bei Zusammenstellung aller begleitenden Theilerscheinungen wird es . . . . immer wahrscheinlicher, dass ein genetischer Connex zwischen den Muskelzellen der Larvenfasern und den spindelförmigen Zellenanlagen der imaginalen Musculatur bestehen müsse".

Da nach Karawaiew's (1898) Angaben bei *Lasius flavus* während der Larvenperiode keine ausgebildete Mitteldarmmuscularis existirt und sich erst später ausbildet, liegen hier die Verhältnisse von vorn herein anders als bei *Cybister*, und dem entsprechend müssen auch die Vorgänge in dieser Gewebsschicht während der Metamorphose bei beiden Thieren sehr verschieden verlaufen. Dagegen beschreibt Anglas

(1901) Verhältnisse, welche in der Hauptsache mit meinen Beobachtungen an *Cybister* wohl übereinstimmen. Ueber die Degeneration der Muskelfasern sagt Anglas (1901): „Cependant les leucocytes interviennent entre les mailles de ce réseau assez lâche formé par le quadrillage musculaire, et par suite d'une action qui ne semble pouvoir s'expliquer, que par une digestion extracellulaire, une lyocytose de la part de ces leucocytes, il se produit une diminution considérable dans le diamètre de la fibre; celle-ci perd sa striation et prend sur les coupes un aspect moins régulier, moins cohérent. — Les leucocytes ont envahi la fibre elle-même et celle-ci se fragmente sans qu'il soit possible de déterminer dans quelle mesure les leucocytes causent cette désagrégation. — Tous les noyaux larvaires ne disparaissent certainement pas, puisque, à un stade à peine plus âgé, nous en avons revu d'absolument charactérisés." — Auch hinsichtlich des Wiederaufbaues der Musculatur kommt Anglas zu ganz ähnlichen Resultaten wie ich. Nach seiner Darstellung functioniren die Muskelelemente, deren larvale Kerne der Histolyse entgangen sind, als imaginale Myoblasten. Ebenso findet, wie bei *Cybister*, auch bei dem von Anglas untersuchten Object eine spätere Degeneration von Kernen statt.

Pérez (1903) giebt keine specielle Darstellung der Umbildung der Darmmusculatur, und ich sehe, wie schon erwähnt, von einem Vergleich mit dem Verhalten der übrigen Musculatur einstweilen ab, weil sich meine eigenen Untersuchungen nur auf den Darm beschränken.

Schliesslich gehe ich noch kurz auf die Arbeiten ein, welche sich auf Vertreter der Coleopteren beziehen. Leider handelt es sich nur um zwei untersuchte Formen, *Tenebrio molitor* und *Anobium paniceum*, und die Beobachtungen an diesen sind recht lückenhaft. Ueber meine Beobachtungen an *Hydrophilus*, welche durch die Befunde an *Cybister* keine Bestätigung finden, habe ich schon gesprochen.

Rengel (1897) schliesst sich nach beiläufig gemachten Beobachtungen in der Beurtheilung der Neubildung der Muscularis des Darms an Korotneff (1892) an, und wir haben oben gesehen, dass dieser Forscher zu ähnlichen Resultaten gekommen ist wie ich bei *Cybister*. In Uebereinstimmung mit meinen Beobachtungen am Oesophagus von *Cybister* hat früher schon Rengel (1897) bemerkt, dass die Querstreifung oft deutlicher hervortritt, bevor die Degeneration der Muskeln augenfällig wird, und er spricht die Vermuthung aus, dass dies „vielleicht ein äusseres Zeichen für den innern Zerfall" sei. — Karawaiew (1899) macht keine genauern Angaben über das Verhalten der Musculatur; nur so viel lässt sich aus seinen Mittheilungen

ersehen, dass ein Eingreifen von Phagocyten nicht stattzufinden scheint.

Zusammenfassung.

Zum Schluss gebe ich eine kurze Zusammenfassung der Hauptresultate, zu welchen mich die vorliegende Untersuchung geführt hat. Ich bemerke ausdrücklich, dass sich die folgenden Angaben ausschliesslich auf *Cybister roeselii* Curtis beziehen. In wie fern sich diese Resultate verallgemeinern lassen, kann erst die weitere Forschung auf diesem Gebiete lehren. Der Vergleich mit der vorliegenden Literatur lässt zunächst nur erkennen, dass *Cybister* keine Ausnahme in der Reihe der Insecten bildet, wie in erster Linie Pérez' (1903) Mittheilungen bezeugen, und macht es wahrscheinlich, dass bei den holometabolen Insecten überhaupt mehr oder minder übereinstimmende Verhältnisse vorliegen. Die wichtigsten Resultate der vorliegenden Arbeit sind folgende:

1) Das Mitteldarmepithel der alten Larve wird zur Zeit ihrer Verwandlung in die Puppe abgestossen und provisorisch durch das Kryptenhalsepithel ersetzt. Dieses provisorische Epithel wird nach kurzem Bestand ebenfalls in das Lumen des Darms gedrängt und bildet mit den Resten des thätigen Larvenepithels den gelben Körper der Larve. Die larvale Basalmembran bleibt während dieser Vorgänge erhalten.

2) In den letzten Tagen der Larvenperiode kommt ein der Puppe eigenthümliches Epithel zur Entwicklung, welches sich von dem der Larve und der Imago unterscheidet und dessen physiologische Thätigkeit sich auf die Verdauung des gelben Körpers der Larve beschränkt. Das Puppenepithel wird von den Imaginalzellen der larvalen Kryptenschläuche aufgebaut und geht etwa am 4. Tage der Puppenperiode seiner Auflösung entgegen, nachdem die Reste des larvalen gelben Körpers in den Dünndarm übergetreten sind. Von diesem Zeitpunkt an tritt das Thier in das Stadium der Häutung ein, welche aus der Puppe die Imago hervorgehen lässt.

3) Das Puppenepithel wird mit der larvalen Basalmembran in das Innere des imaginalen Mitteldarms verlagert, dessen Wand sich aus den Imaginalzellen bildet, welche durch lebhafte karyokinetische Theilungen das hierzu erforderliche Material liefern. Das von den Imaginalinseln losgetrennte Epithel bildet den von der Basalmembran umhüllten gelben Körper der Puppe, welcher an seiner Peripherie von einem Mantel abortirter Regenerationszellen und zum Theil heterogener,

secundär in das Darminnere gelangter Zellen umgeben ist. Das imaginale Epithel ist erst am Schluss der Puppenperiode vollendet.

4) Die je eine Häutung begleitenden Vorgänge am Mitteldarm finden eine Parallele in den übrigen Darmabschnitten. Auch hier geht das larvale Epithel zunächst nach einer Umwandlung in das Epithel des Puppendarms über und erfährt dann nach vorhergegangener Reduction des Puppenepithels noch eine weitere Umformung, deren Resultat erst die Ausbildung des definitiven imaginalen Epithels ist.

5) Ein analoges Verhalten als Begleiterscheinung jeder der beiden Häutungen lässt sich auch an der Darmmusculatur feststellen.

Literaturverzeichniss.

Anglas, Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille, in: Bull. sc. France Belg., V. 34, 1901.

Berlese, Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli insetti metabolici, in: Riv. Patologia veget., V. 8, 1899, 9, 10, 1900—1901.

Bizzozero, Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmcanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 42, 1893.

De Bruyne, Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés, in: Arch. Biol., V. 15, 1898.

Deegener, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmcanals von Hydrophilus, in: Z. wiss. Zool., V. 68, 1900.

—, Zur postembryonalen Entwicklung des Insectendarms, in: Zool. Anz., V. 26, 1903.

Frenzel, Einiges über den Mitteldarm der Insecten sowie über Epithelregeneration, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 26, 1886.

Ganin, Materialien zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Insecten. (Russisch.) Warschau 1876. Résumé von Hoyer, in: Z. wiss. Zool., V. 28, 1877.

Karawaiew, Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus, in: Z. wiss. Zool., V. 64, 1898.

— Ueber Anatomie und Metamorphose des Darmcanals der Larve von Anobium paniceum, in: Biol. Ctrbl., V. 19, 1899.

Korotneff, Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insecten, ibid. V. 12, 1892.

Kowalewsky, Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden, in: Z. wiss. Zool., V. 45, 1887.

Möbusz, Ueber den Darmcanal der Anthrenuslarve, nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration, in: Arch. Naturg., Jg. 63, V. 1, 1897.

Pérez, Contribution à l'étude des métamorphoses, in: Bull. sc. France Belg., 1903.

Rengel, Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose, in: Z. wiss. Zool., V. 62, 1897.

—, Ueber die periodische Abstossung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels dei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius, ibid. V. 63, 1898.

Van Rees, Beiträge zur Kenntniss der innern Metamorphose von Musca vomitoria, in: Zool. Jahrb., V. 3, Anat. 1889.

Vaney, Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères, in: Ann. l'Univers. Lyon (Nouv. Sér.), 1902.

Verson, Zur Entwicklung des Verdauungscanals beim Seidenspinner, in: Zool. Anz., V. 20, 1897; V. 21, 1898.

Weismann, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria, in: Z. wiss. Zool., V. 14, 1864.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 33—43.

Abkürzungen.

a ausführender Abschnitt des Vas malpighii
af äussere Falten oder Leisten zweiter Ordnung
ai Imaginalring
ali älteste (innerste) Intimalamelle
alm äussere Längsmuskeln
az abortirte Regenerationszellen
bgw Bindegewebe
bm Basalmembran (Tunica propria)
cl (*eml*) abgestossenes larvales Mitteldarmepithel (gelber Körper der Larve)
clp gelber Körper der Puppe
d Dorsalseite
dd Dünndarm
drz Drüsenzellen
ei Imaginalepithel
eml secernirendes larvales Mitteldarmepithel
ep Epithel
epr provisorisches Puppenepithel
i Intima
if innere Falten (Hauptleisten)
ilm innere Längsmuskeln
ist Intimastacheln
iz Imaginalzellen
le abgestossenes larvales Epithel
lc Leukocyten
li Larvenintima
lm Längsmuskeln
lst kernfreie Streifen in der Ringmusculatur
m Theilungsfiguren
mb Basalmembran (Tunica propria)
mbc Hüllmembran der Kryptenschläuche
mdl Musculus dilatator
mep Mitteldarmepithel
mrt Retractoren der innersten Faltenwände und der Tertiärfalten
mu Musculatur
oep Oesophagusepithel
oepi Epithel des vordern Imaginalrings
pep Pylorusepithel
prf Primärfalte
prh provisorisches Häutchen des Epithels im Coecum
pri provisorische Intima
r Rinne der Leistenkanten
raf secundäre Innenfalte
rm Ringmuskeln
s Secret
secf Secundärfalte
sh seröse Hülle
sk degenerirende Kerne
sl_2 secundäre Leisten zweiter Ordnung
st Stäbchensaum
tertf Tertiärfalten
tr Tracheen
v Ventralseite
vm Vas malpighii
zec Kryptenhalszellen (Kryptenepithel)
zp Zerfallproducte
zr Regenerationzellen.

Alle Figuren, soweit es nicht besonders vermerkt ist, sind bei gleicher Vergrösserung (125 : 1) mit Benutzung von ABBE's Camera lucida gezeichnet.

Tafel 33.

Fig. 1—37. Vorderdarm von *Cybister*.

Fig. 1. Theil eines Querschnitts durch den Imaginalring des Oesophagus einer erwachsenen Larve unmittelbar an der Grenze zum Mitteldarm. (Die Intima ist nicht gezeichnet.)

Fig. 2. Querschnitt durch den vordern Imaginalring einer erwachsenen Larve etwas weiter oralwärts als Fig. 1. (Die Musculatur ist nur zum Theil eingezeichnet.) 100 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch den Oesophagus einer erwachsenen Larve oralwärts vom Imaginalring. 100 : 1.

Fig. 4. Wie Fig. 3, doch weiter oralwärts. 100 : 1.

Fig. 5. Querschnitt desselben im Bereich der Dilatatoren (*mdl*). Anales Ende des Saug- und Kauapparats. 100 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch den Oesophagus einer erwachsenen Larve im Bereich des Saug- und Kauapparats (oralwärts von Fig. 5). 75 : 1.

Fig. 7. Wie Fig. 6 weiter vorn. 75 : 1.

Fig. 8. Wie Fig. 7 zwischen Mund- und Saugapparat. 100 : 1.

Die folgenden Figuren beziehen sich auf den Vorderdarm, welcher bereits in die Stadien der Regeneration eingetreten ist.

Tafel 34.

Fig. 9. Querschnitt durch den Oesophagus einer Larve, welche der Puppenhöhle entnommen wurde. Der Schnitt liegt ungefähr auf gleicher Höhe mit Fig. 3. (Muscularis nicht eingezeichnet.) 100 : 1.

Fig. 10. Hälfte eines Querschnitts durch den Imaginalring ungefähr auf gleicher Höhe mit Fig. 12. Aelteres Stadium als Fig. 9; jünger als Fig. 13. (Die abgestossene Intima ist nicht wiedergegeben.)

Fig. 11. Querschnitt durch den Imaginalring unmittelbar an der Grenze zum Mitteldarm während der Neubildung des Epithels. Aelteres Stadium als Fig. 10. Wenig analwärts von Fig. 1.

Fig. 12. Querschnitt durch dasselbe Object, dem Fig. 11 entnommen ist, etwas weiter oralwärts. Ungefähr auf gleicher Höhe mit Fig. 2. (Muskeln nur zum Theil eingezeichnet.) 100 : 1.

Fig. 13. Dasselbe, auf gleicher Höhe mit Fig. 3. 100 : 1.

Fig. 14. Dasselbe; der Schnitt liegt oralwärts von Fig. 13. 100 : 1.

Fig. 15. Dasselbe, oralwärts von Fig. 14. 100 : 1.

Tafel 35.

Fig. 16. Querschnitt durch den Oesophagus einer wenig ältern Larve als Fig. 11—15. Der Schnitt liegt oralwärts von Fig. 15, analwärts von Fig. 5, etwa auf gleicher Höhe mit Fig. 4. (Musculatur nur zum Theil eingezeichnet.)

Fig. 17. Wie Fig. 16, etwas mehr oralwärts.

Fig. 18. Querschnitt durch die dem vordern Imaginalring der Lage nach entsprechende Partie einer 24 Stunden alten Puppe. (Musculatur nur zum Theil eingezeichnet.)

Fig. 19. Querschnitt $^1/_2$ durch den Oesophagus einer 24 Stunden alten Puppe oralwärts vom Imaginalring, etwa auf gleicher Höhe mit Fig. 13.

Fig. 20. Object wie Fig. 18 und 19. $^1/_4$ des Querschnitts oralwärts von Fig. 19. Der Lage nach zwischen Fig. 14 und 15.

Fig. 21. Querschnitt durch eine der 4 innern Falten der Anlage des Kauapparats (der Imago) einer 3 Tage alten Puppe. (Puppenösophagus.)

Fig. 22. Querschnitt durch die vordere Partie der Oesophaguswand einer 3 Tage alten Puppe. (Puppenösophagus.)

Tafel 36.

Fig. 23—26. Schematische und halbschematische Querschnittserien durch den Kaumagen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung. 26 : 1.

Fig. 25a—k. Puppe am 9. Tag.

Fig. 26a—k. Puppe am 14. Tag.

Tafel 37.

Fig. 27. $^1/_4$ des Querschnitts durch die Anlage des Kaumagens einer 6 Tage alten Puppe.

Fig. 28. $^1/_4$ des Querschnitts aus der vordern Hälfte der Anlage des Kaumagens einer 8 Tage alten Puppe. Karyokinesen fehlen. Kernreichthum des Epithels *(ep)*; zahlreiche senile Kerne (*sk*).

Fig. 29—31. Vergr. 38 : 1. Querschnitte durch den Kaumagen der Imago. Fig. 29 am hintern Ende, Fig. 31 in der Nähe des vordern Endes.

Fig. 32. Theil eines Querschnitts durch die Wand des hintern (faltigen) Endes der Kropfanlage einer 6 Tage alten Puppe.

Fig. 33. Querschnitt durch die Kropfanlage einer 8 Tage alten Puppe.

Fig. 34. Ders. einer 9 Tage alten Puppe.

Fig. 35. Ders. einer 14 Tage alten Puppe.

Fig. 36. Ders. eines jungen, eben ausgeschlüpften Käfers.

Tafel 38.

Fig. 37. Querschnitt durch die vordere Oesophaguspartie einer 19 Tage alten Puppe. Hauptfalte mit Drüsenzellen (*Drz*), Dilatatoren (*mdl*) und kräftiger Längsmusculatur (*lm*). 100 : 1.

Fig. 38—51. Mitteldarm von *Cybister*.

Fig. 38. Querschnitt durch den Mitteldarm einer erwachsenen Larve.

Fig. 39. Querschnitt durch den Mitteldarm einer nicht mehr fressenden Larve. Die Abstossung des Larvenepithels (*eml*) hat begonnen.

Fig. 40. Ders. von einer etwas ältern Larve. Das Larvenepithel (*eml*) ist abgestossen und liegt im Darmlumen. Das provisorische Puppenepithel (*epr*) ist gebildet. (Musculatur nur rechts wiedergegeben.)

Fig. 41. Ders. einer alten Larve, nicht lange vor der Häutung zur Puppe. Abstossung des provisorischen Puppenepithels (*epr*).

Fig. 42. $^1/_2$ des Querschnitts durch den Mitteldarm einer kurz vor der Häutung zur Puppe stehenden Larve. Das provisorische Epithel (*epr*) ist abgestossen, das junge Puppenepithel (*ep*) gebildet.

Tafel 39.

Fig. 43. Der Mitteldarm am 2. Tag der Puppenperiode. Ausbildung des Puppenepithels (*ep*).

Fig. 44. 3 Tage alte Puppe; thätiges Puppenepithel (*ep*) mit Stäbchensaum.

Fig. 45. Querschnitt durch das vordere Ende; 6. Tag der Puppenperiode. Degeneration des Puppenepithels (*ep*).

Fig. 46 wie Fig. 45, hinteres Ende.

Fig. 47. 8. Tag der Puppenperiode. Die Basalmembran ist ins Innere des in Bildung begriffenen imaginalen Mitteldarms verlegt.

Fig. 48. 9. Tag der Puppenperiode des imaginalen Epithels (*zr*).

Tafel 40.

Fig. 49. 14. Tag.

Fig. 50. 16. Tag.

Fig. 51. Kryptenschlauch (Längsschnitt) einer 19 Tage alten Puppe während der Zellenemission. 100 : 1.

Fig. 52—74. Enddarm von *Cybister*.

Fig. 52. Querschnitt durch das Rectum einer erwachsenen Larve nahe dem Anus,

Fig. 53 nahe der Einmündung des Dünndarms. 75 : 1.

Fig. 54. Querschnitt durch den Dünndarm einer erwachsenen Larve nahe der Mündung in das Rectum. (Das Blut in den Darmfalten, Tracheen und Bindegewebskerne nicht eingezeichnet.)

Fig. 55. Querschnitt durch den Dünndarm, oralwärts von Fig. 54. Erwachsene Larve. (V. Malpighii und Tracheen nicht eingezeichnet.)

Fig. 56. Querschnitt durch das Rectum nahe dem Anus während der Regeneration.

Tafel 41.

Fig. 57. Querschnitt durch das hintere Ende des Rectums am 1. Tage der Puppenperiode.

Fig. 58. Dasselbe durch das vordere Ende.

Fig. 59. Querschnitt durch die distale Partie des Coecums einer 24 Stunden alten Puppe.

Fig. 60. Querschnitt durch den Dünndarm einer 24 Stunden alten Puppe, hinteres Ende.

Fig. 61. Hälfte eines Querschnitts durch den Dünndarm einer 24 Stunden alten Puppe; nahe der vordern Grenze.

Fig 62. Querschnitt durch den Dünndarm einer Larve während der Regeneration; nahe der Grenze zum Coecum.

Fig. 63. Querschnitt durch den Pylorusabschnitt einer erwachsenen Larve.

Tafel 42.

Fig. 64. Querschnitt durch den Imaginalring auf der Grenze zwischen Mitteldarm und Pylorusabschnitt. Erwachsene Larve.

Fig. 65. Längsschnitt durch die Grenzen zwischen Mitteldarm, Imaginalring und Sphincterabschnitt einer erwachsenen Larve. 100 : 1.

Fig. 66. Längsschnitt durch die Einmündungsstelle eines Vas Malpighii in den Pylorusabschnitt. Erwachsene Larve.

Fig. 68. Querschnitt durch den Imaginalring bei dem Beginn der Neubildung des Epithels. Etwas jünger als Fig. 67.

Fig. 69. Querschnitt durch den Pylorusabschnitt hinter dem Imaginalring. Das Epithel ist hier schon regenerirt, nicht aber in dem weiter analwärts gelegenen Abschnitt, welchen Fig. 70 darstellt.

Tafel 43.

Fig. 67. Längsschnitt durch den Imaginalring und Pylorusabschnitt während der Neubildung des Sphincterepithels. Nicht mehr fressende Larve aus der Puppenwiege.

Fig. 70. Querschnitt durch den Pylorusabschnitt analwärts von Fig. 69. Epithel noch nicht regenerirt.

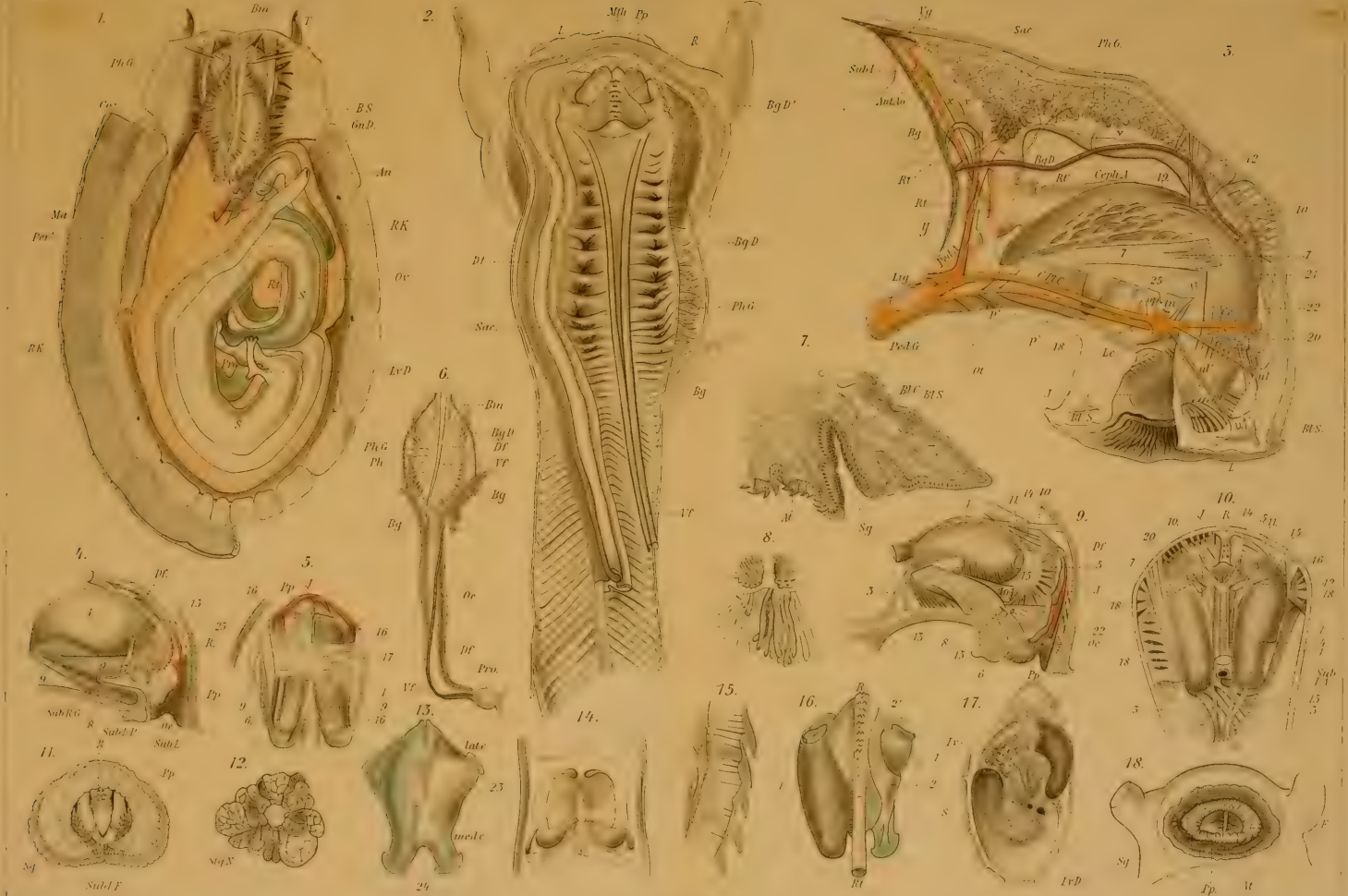
Fig. 71. Querschnitt durch den Pylorusabschnitt einer Larve auf der Schwelle zum Puppenstadium.

Fig. 72. Querschnitt durch den jungen imaginalen Pylorus.

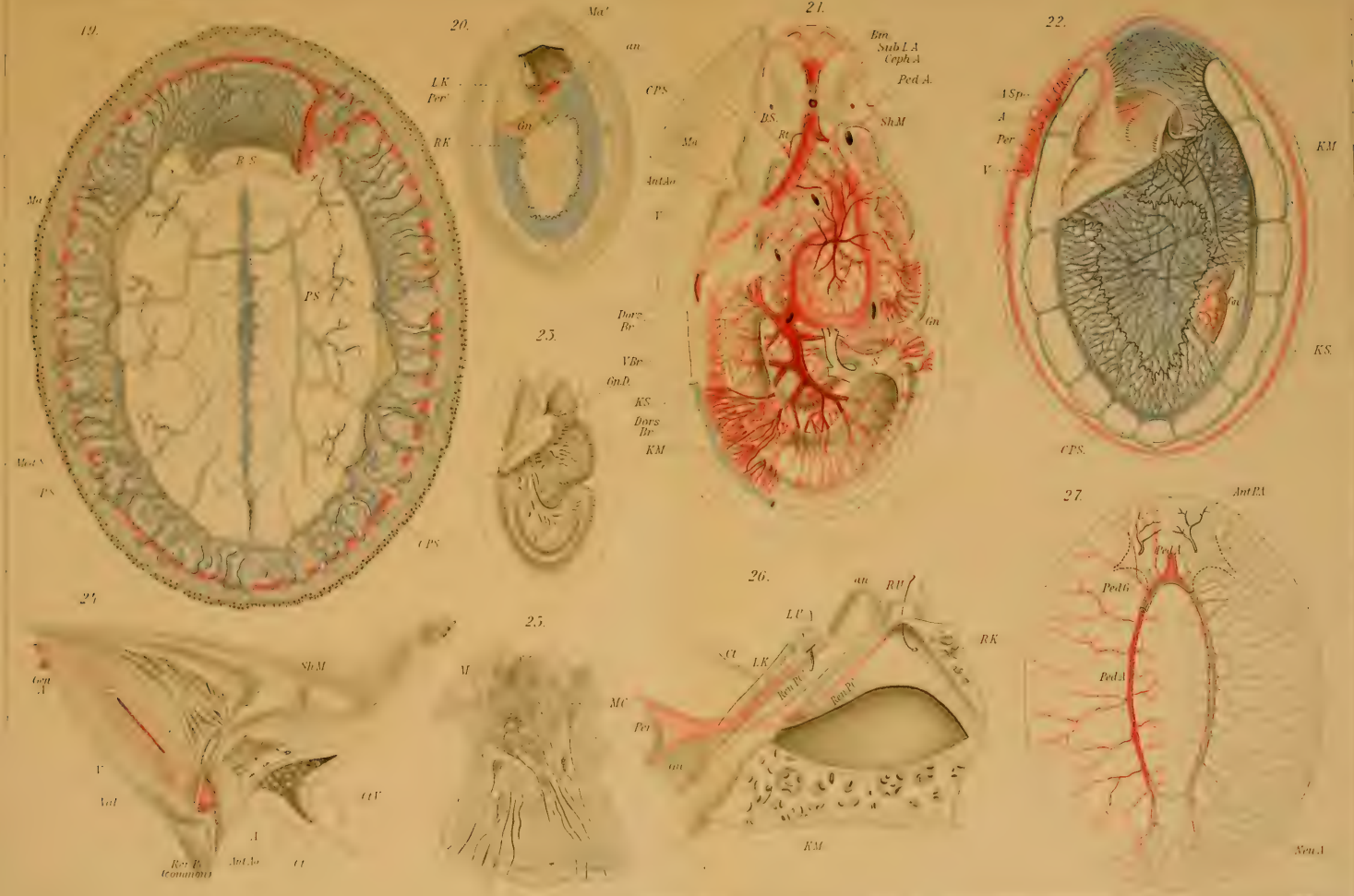
Fig. 73. $^1/_3$ eines Querschnitts durch den Dünndarm des Käfers nahe der Einmündung in das Rectum.

Fig. 74. Theil eines Querschnitts durch das Coecum einer 9 Tage alten Puppe während der Proliferation im Epithel. 270 : 1.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2739

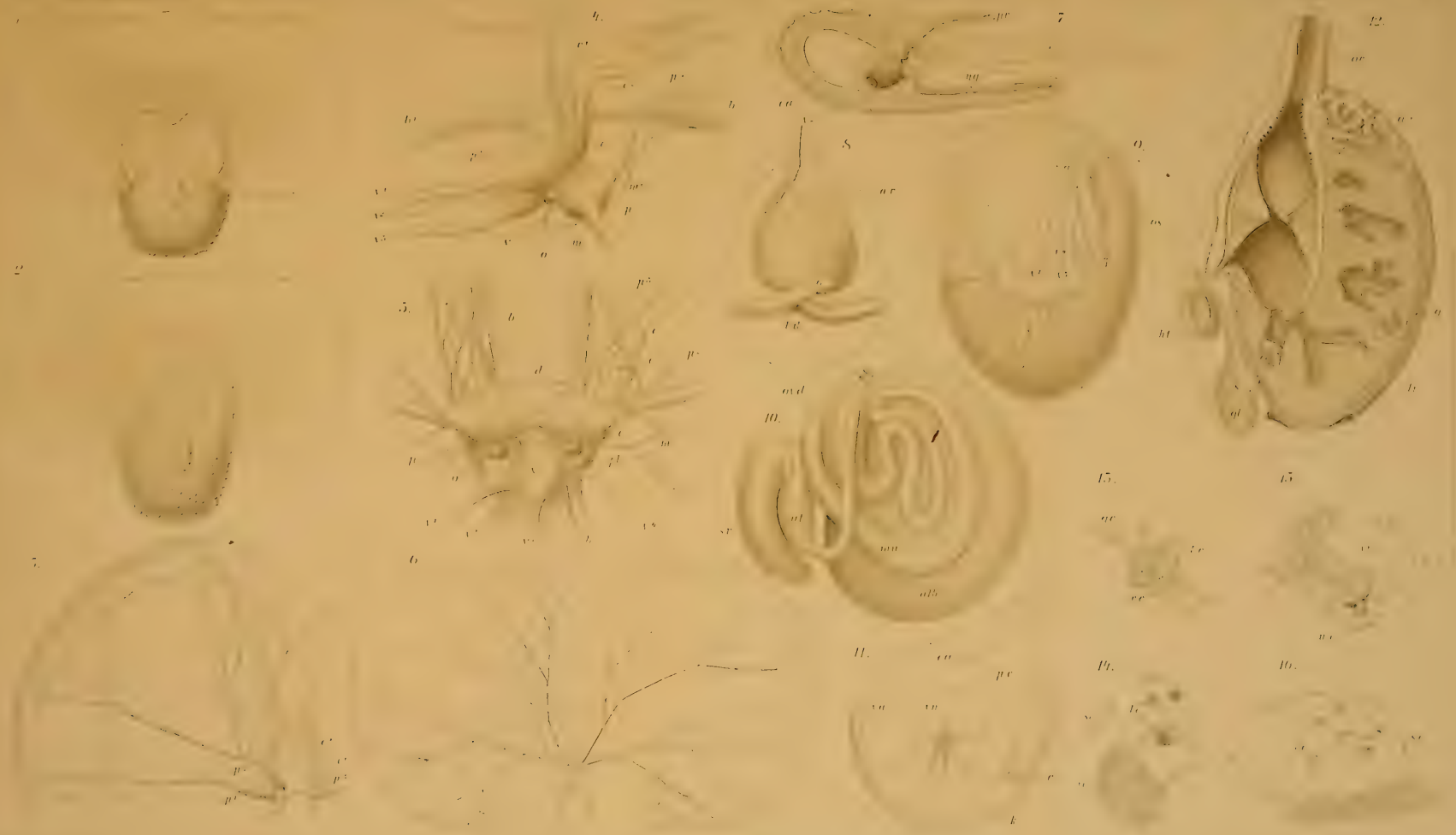


W.K. Fisher gez. Verl. v. Gustav Fischer, Jena Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena


19.
B.S.
Ma
PS
Med.S
CPS
20.
Ma'
an
LK
Per
CPS
Gn
RK
Ma
AntAo
V
21.
Brn
Sub.L.A
Ceph.A
Ped.A.
BS.
ShM
Rt
Dorz. Br.
VBr
Gn.D.
KS.
Dors. Br.
KM
Gn
22.
1.Sp.
A
Per
V
KM
KS.
CPS.
23.
24.
ShM
Gan
V
Vol
CV
Rec.Br. (commun)
AntAo
Ct
25.
M
26.
an
RV
LV
LK
Ct
RK
Rec.Br.
MC
Per
an
KM
27.
AntPA
Ped.A
Ped.B
Ped.A
Neu.A

Gustav Fischer Jena

35.
34.
35.
36.
37.
38.
39.
40.
41.
42.
43.
StqX
SubIO
SubIIX
SubIIIX
SubIVX
SubVX
SubVIX
SubVIIX
SubVIIIX
SubIX
SubXI
SubXII
SubXIII
SubXIV
SubXV
SubXVI
SubXVII
SubXVIII
SubXIX
SubXX
SubXXI
SubXXII
SubXXIII
SubXXIV
SubXXV
SubXXVI
SubXXVII
SubXXVIII
SubXXIX
SubXXX
SubXXXI
SubXXXII
SubXXXIII
SubXXXIV
SubXXXV
SubXXXVI
SubXXXVII
SubXXXVIII
SubXXXIX
SubXL
SubXLI
SubXLII
SubXLIII
SubXLIV
SubXLV
SubXLVI
SubXLVII
SubXLVIII
SubXLIX
SubL
SubLI
SubLII
SubLIII
SubLIV
SubLV
SubLVI
SubLVII
SubLVIII
SubLIX
SubLX
SubLXI
SubLXII
SubLXIII
SubLXIV
SubLXV
SubLXVI
SubLXVII
SubLXVIII
SubLXIX
SubLXX
SubLXXI
SubLXXII
SubLXXIII
SubLXXIV
SubLXXV
SubLXXVI
SubLXXVII
SubLXXVIII
SubLXXIX
SubLXXX
SubLXXXI
SubLXXXII
SubLXXXIII
SubLXXXIV
SubLXXXV
SubLXXXVI
SubLXXXVII
SubLXXXVIII
SubLXXXIX
SubXC
SubXCI
SubXCII
SubXCIII
SubXCIV
SubXCV
SubXCVI
SubXCVII
SubXCVIII
SubXCIX
SubC
SubCI
SubCII
SubCIII
SubCIV
SubCV
SubCVI
SubCVII
SubCVIII
SubCIX
SubCX
SubCXI
SubCXII
SubCXIII
SubCXIV
SubCXV
SubCXVI
SubCXVII
SubCXVIII
SubCXIX
SubCXX
SubCXXI
SubCXXII
SubCXXIII
SubCXXIV
SubCXXV
SubCXXVI
SubCXXVII
SubCXXVIII
SubCXXIX
SubCXXX
SubCXXXI
SubCXXXII
SubCXXXIII
SubCXXXIV
SubCXXXV
SubCXXXVI
SubCXXXVII
SubCXXXVIII
SubCXXXIX
SubCXL
SubCXLI
SubCXLII
SubCXLIII
SubCXLIV
SubCXLV
SubCXLVI
SubCXLVII
SubCXLVIII
SubCXLIX
SubCL
SubCLI
SubCLII
SubCLIII
SubCLIV
SubCLV
SubCLVI
SubCLVII
SubCLVIII
SubCLIX
SubCLX
SubCLXI
SubCLXII
SubCLXIII
SubCLXIV
SubCLXV
SubCLXVI
SubCLXVII
SubCLXVIII
SubCLXIX
SubCLXX
SubCLXXI
SubCLXXII
SubCLXXIII
SubCLXXIV
SubCLXXV
SubCLXXVI
SubCLXXVII
SubCLXXVIII
SubCLXXIX
SubCLXXX
SubCLXXXI
SubCLXXXII
SubCLXXXIII
SubCLXXXIV
SubCLXXXV
SubCLXXXVI
SubCLXXXVII
SubCLXXXVIII
SubCLXXXIX
SubCXC
SubCXCI
SubCXCII
SubCXCIII
SubCXCIV
SubCXCV
SubCXCVI
SubCXCVII
SubCXCVIII
SubCXCIX
SubCC
SubCCI
SubCCII
SubCCIII
SubCCIV
SubCCV
SubCCVI
SubCCVII
SubCCVIII
SubCCIX
SubCCX
SubCCXI
SubCCXII
SubCCXIII
SubCCXIV
SubCCXV
SubCCXVI
SubCCXVII
SubCCXVIII
SubCCXIX
SubCCXX
SubCCXXI
SubCCXXII
SubCCXXIII
SubCCXXIV
SubCCXXV
SubCCXXVI
SubCCXXVII
SubCCXXVIII
SubCCXXIX
SubCCXXX
SubCCXXXI
SubCCXXXII
SubCCXXXIII
SubCCXXXIV
SubCCXXXV
SubCCXXXVI
SubCCXXXVII
SubCCXXXVIII
SubCCXXXIX
SubCCXL
SubCCXLI
SubCCXLII
SubCCXLIII
SubCCXLIV
SubCCXLV
SubCCXLVI
SubCCXLVII
SubCCXLVIII
SubCCXLIX
SubCCL
SubCCLI
SubCCLII
SubCCLIII
SubCCLIV
SubCCLV
SubCCLVI
SubCCLVII
SubCCLVIII
SubCCLIX
SubCCLX
SubCCLXI
SubCCLXII
SubCCLXIII
SubCCLXIV
SubCCLXV
SubCCLXVI
SubCCLXVII
SubCCLXVIII
SubCCLXIX
SubCCLXX
SubCCLXXI
SubCCLXXII
SubCCLXXIII
SubCCLXXIV
SubCCLXXV
SubCCLXXVI
SubCCLXXVII
SubCCLXXVIII
SubCCLXXIX
SubCCLXXX
SubCCLXXXI
SubCCLXXXII
SubCCLXXXIII
SubCCLXXXIV
SubCCLXXXV
SubCCLXXXVI
SubCCLXXXVII
SubCCLXXXVIII
SubCCLXXXIX
SubCCXC
SubCCXCI
SubCCXCII
SubCCXCIII
SubCCXCIV
SubCCXCV
SubCCXCVI
SubCCXCVII
SubCCXCVIII
SubCCXCIX
SubCCC
SubCCCI
SubCCCII
SubCCCIII
SubCCCIV
SubCCCV
SubCCCVI
SubCCCVII
SubCCCVIII
SubCCCIX
SubCCCX
SubCCCXI
SubCCCXII
SubCCCXIII
SubCCCXIV
SubCCCXV
SubCCCXVI
SubCCCXVII
SubCCCXVIII
SubCCCXIX
SubCCCXX
SubCCCXXI
SubCCCXXII
SubCCCXXIII
SubCCCXXIV
SubCCCXXV
SubCCCXXVI
SubCCCXXVII
SubCCCXXVIII
SubCCCXXIX
SubCCCXXX
SubCCCXXXI
SubCCCXXXII
SubCCCXXXIII
SubCCCXXXIV
SubCCCXXXV
SubCCCXXXVI
SubCCCXXXVII
SubCCCXXXVIII
SubCCCXXXIX
SubCCCXL
SubCCCXLI
SubCCCXLII
SubCCCXLIII
SubCCCXLIV
SubCCCXLV
SubCCCXLVI
SubCCCXLVII
SubCCCXLVIII
SubCCCXLIX
SubCCCL
SubCCCLI
SubCCCLII
SubCCCLIII
SubCCCLIV
SubCCCLV
SubCCCLVI
SubCCCLVII
SubCCCLVIII
SubCCCLIX
SubCCCLX
SubCCCLXI
SubCCCLXII
SubCCCLXIII
SubCCCLXIV
SubCCCLXV
SubCCCLXVI
SubCCCLXVII
SubCCCLXVIII
SubCCCLXIX
SubCCCLXX
SubCCCLXXI
SubCCCLXXII
SubCCCLXXIII
SubCCCLXXIV
SubCCCLXXV
SubCCCLXXVI
SubCCCLXXVII
SubCCCLXXVIII
SubCCCLXXIX
SubCCCLXXX
SubCCCLXXXI
SubCCCLXXXII
SubCCCLXXXIII
SubCCCLXXXIV
SubCCCLXXXV
SubCCCLXXXVI
SubCCCLXXXVII
SubCCCLXXXVIII
SubCCCLXXXIX
SubCCCXC
SubCCCXCI
SubCCCXCII
SubCCCXCIII
SubCCCXCIV
SubCCCXCV
SubCCCXCVI
SubCCCXCVII
SubCCCXCVIII
SubCCCXCIX
SubCD
SubCDI
SubCDII
SubCDIII
SubCDIV
SubCDV
SubCDVI
SubCDVII
SubCDVIII
SubCDIX
SubCDX
SubCDXI
SubCDXII
SubCDXIII
SubCDXIV
SubCDXV
SubCDXVI
SubCDXVII
SubCDXVIII
SubCDXIX
SubCDXX
SubCDXXI
SubCDXXII
SubCDXXIII
SubCDXXIV
SubCDXXV
SubCDXXVI
SubCDXXVII
SubCDXXVIII
SubCDXXIX
SubCDXXX
SubCDXXXI
SubCDXXXII
SubCDXXXIII
SubCDXXXIV
SubCDXXXV
SubCDXXXVI
SubCDXXXVII
SubCDXXXVIII
SubCDXXXIX
SubCDXL
SubCDXLI
SubCDXLII
SubCDXLIII
SubCDXLIV
SubCDXLV
SubCDXLVI
SubCDXLVII
SubCDXLVIII
SubCDXLIX
SubCDL
SubCDLI
SubCDLII
SubCDLIII
SubCDLIV
SubCDLV
SubCDLVI
SubCDLVII
SubCDLVIII
SubCDLIX
SubCDLX
SubCDLXI
SubCDLXII
SubCDLXIII
SubCDLXIV
SubCDLXV
SubCDLXVI
SubCDLXVII
SubCDLXVIII
SubCDLXIX
SubCDLXX
SubCDLXXI
SubCDLXXII
SubCDLXXIII
SubCDLXXIV
SubCDLXXV
SubCDLXXVI
SubCDLXXVII
SubCDLXXVIII
SubCDLXXIX
SubCDLXXX
SubCDLXXXI
SubCDLXXXII
SubCDLXXXIII
SubCDLXXXIV
SubCDLXXXV
SubCDLXXXVI
SubCDLXXXVII
SubCDLXXXVIII
SubCDLXXXIX
SubCDXC
SubCDXCI
SubCDXCII
SubCDXCIII
SubCDXCIV
SubCDXCV
SubCDXCVI
SubCDXCVII
SubCDXCVIII
SubCDXCIX
SubCM
SubCMI
SubCMII
SubCMIII
SubCMIV
SubCMV
SubCMVI
SubCMVII
SubCMVIII
SubCMIX
SubCMX
SubCMXI
SubCMXII
SubCMXIII
SubCMXIV
SubCMXV
SubCMXVI
SubCMXVII
SubCMXVIII
SubCMXIX
SubCMXX
SubCMXXI
SubCMXXII
SubCMXXIII
SubCMXXIV
SubCMXXV
SubCMXXVI
SubCMXXVII
SubCMXXVIII
SubCMXXIX
SubCMXXX
SubCMXXXI
SubCMXXXII
SubCMXXXIII
SubCMXXXIV
SubCMXXXV
SubCMXXXVI
SubCMXXXVII
SubCMXXXVIII
SubCMXXXIX
SubCMXL
SubCMXLI
SubCMXLII
SubCMXLIII
SubCMXLIV
SubCMXLV
SubCMXLVI
SubCMXLVII
SubCMXLVIII
SubCMXLIX
SubCML
SubCMLI
SubCMLII
SubCMLIII
SubCMLIV
SubCMLV
SubCMLVI
SubCMLVII
SubCMLVIII
SubCMLIX
SubCMLX
SubCMLXI
SubCMLXII
SubCMLXIII
SubCMLXIV
SubCMLXV
SubCMLXVI
SubCMLXVII
SubCMLXVIII
SubCMLXIX
SubCMLXX
SubCMLXXI
SubCMLXXII
SubCMLXXIII
SubCMLXXIV
SubCMLXXV
SubCMLXXVI
SubCMLXXVII
SubCMLXXVIII
SubCMLXXIX
SubCMLXXX
SubCMLXXXI
SubCMLXXXII
SubCMLXXXIII
SubCMLXXXIV
SubCMLXXXV
SubCMLXXXVI
SubCMLXXXVII
SubCMLXXXVIII
SubCMLXXXIX
SubCMXC
SubCMXCI
SubCMXCII
SubCMXCIII
SubCMXCIV
SubCMXCV
SubCMXCVI
SubCMXCVII
SubCMXCVIII
SubCMXCIX
SubCMC
SubCMCI
SubCMCII
SubCMCIII
SubCMCIV
SubCMCV
SubCMCVI
SubCMCVII
SubCMCVIII
SubCMCIX
SubCMCX
SubCMCXI
SubCMCXII
SubCMCXIII
SubCMCXIV
SubCMCXV
SubCMCXVI
SubCMCXVII
SubCMCXVIII
SubCMCXIX
SubCMCXX
SubCMCXXI
SubCMCXXII
SubCMCXXIII
SubCMCXXIV
SubCMCXXV
SubCMCXXVI
SubCMCXXVII
SubCMCXXVIII
SubCMCXXIX
SubCMCXXX
SubCMCXXXI
SubCMCXXXII
SubCMCXXXIII
SubCMCXXXIV
SubCMCXXXV
SubCMCXXXVI
SubCMCXXXVII
SubCMCXXXVIII
SubCMCXXXIX
SubCMCXL
SubCMCXLI
SubCMCXLII
SubCMCXLIII
SubCMCXLIV
SubCMCXLV
SubCMCXLVI
SubCMCXLVII
SubCMCXLVIII
SubCMCXLIX
SubCMCL
SubCMCLI
SubCMCLII
SubCMCLIII
SubCMCLIV
SubCMCLV
SubCMCLVI
SubCMCLVII
SubCMCLVIII
SubCMCLIX
SubCMCLX
SubCMCLXI
SubCMCLXII
SubCMCLXIII
SubCMCLXIV
SubCMCLXV
SubCMCLXVI
SubCMCLXVII
SubCMCLXVIII
SubCMCLXIX
SubCMCLXX
SubCMCLXXI
SubCMCLXXII
SubCMCLXXIII
SubCMCLXXIV
SubCMCLXXV
SubCMCLXXVI
SubCMCLXXVII
SubCMCLXXVIII
SubCMCLXXIX
SubCMCLXXX
SubCMCLXXXI
SubCMCLXXXII
SubCMCLXXXIII
SubCMCLXXXIV
SubCMCLXXXV
SubCMCLXXXVI
SubCMCLXXXVII
SubCMCLXXXVIII
SubCMCLXXXIX
SubCMCXC
SubCMCXCI
SubCMCXCII
SubCMCXCIII
SubCMCXCIV
SubCMCXCV
SubCMCXCVI
SubCMCXCVII
SubCMCXCVIII
SubCMCXCIX
SubCMCC
SubCMCCI
SubCMCCII
SubCMCCIII
SubCMCCIV
SubCMCCV
SubCMCCVI
SubCMCCVII
SubCMCCVIII
SubCMCCIX
SubCMCCX
SubCMCCXI
SubCMCCXII
SubCMCCXIII
SubCMCCXIV
SubCMCCXV
SubCMCCXVI
SubCMCCXVII
SubCMCCXVIII
SubCMCCXIX
SubCMCCXX
SubCMCCXXI
SubCMCCXXII
SubCMCCXXIII
SubCMCCXXIV
SubCMCCXXV
SubCMCCXXVI
SubCMCCXXVII
SubCMCCXXVIII
SubCMCCXXIX
SubCMCCXXX
SubCMCCXXXI
SubCMCCXXXII
SubCMCCXXXIII
SubCMCCXXXIV
SubCMCCXXXV
SubCMCCXXXVI
SubCMCCXXXVII
SubCMCCXXXVIII
SubCMCCXXXIX
SubCMCCXL
SubCMCCXLI
SubCMCCXLII
SubCMCCXLIII
SubCMCCXLIV
SubCMCCXLV
SubCMCCXLVI
SubCMCCXLVII
SubCMCCXLVIII
SubCMCCXLIX
SubCMCCL
SubCMCCLI
SubCMCCLII
SubCMCCLIII
SubCMCCLIV
SubCMCCLV
SubCMCCLVI
SubCMCCLVII
SubCMCCLVIII
SubCMCCLIX
SubCMCCLX
SubCMCCLXI
SubCMCCLXII
SubCMCCLXIII
SubCMCCLXIV
SubCMCCLXV
SubCMCCLXVI
SubCMCCLXVII
SubCMCCLXVIII
SubCMCCLXIX
SubCMCCLXX
SubCMCCLXXI
SubCMCCLXXII
SubCMCCLXXIII
SubCMCCLXXIV
SubCMCCLXXV
SubCMCCLXXVI
SubCMCCLXXVII
SubCMCCLXXVIII
SubCMCCLXXIX
SubCMCCLXXX
SubCMCCLXXXI
SubCMCCLXXXII
SubCMCCLXXXIII
SubCMCCLXXXIV
SubCMCCLXXXV
SubCMCCLXXXVI
SubCMCCLXXXVII
SubCMCCLXXXVIII
SubCMCCLXXXIX
SubCMCCXC
SubCMCCXCI
SubCMCCXCII
SubCMCCXCIII
SubCMCCXCIV
SubCMCCXCV
SubCMCCXCVI
SubCMCCXCVII
SubCMCCXCVIII
SubCMCCXCIX
SubCMCCC
SubCMCCCI
SubCMCCCII
SubCMCCCIII
SubCMCCCIV
SubCMCCCV
SubCMCCCVI
SubCMCCCVII
SubCMCCCVIII
SubCMCCCIX
SubCMCCCX
SubCMCCCXI
SubCMCCCXII
SubCMCCCXIII
SubCMCCCXIV
SubCMCCCXV
SubCMCCCXVI
SubCMCCCXVII
SubCMCCCXVIII
SubCMCCCXIX
SubCMCCCXX
SubCMCCCXXI
SubCMCCCXXII
SubCMCCCXXIII
SubCMCCCXXIV
SubCMCCCXXV
SubCMCCCXXVI
SubCMCCCXXVII
SubCMCCCXXVIII
SubCMCCCXXIX
SubCMCCCXXX
SubCMCCCXXXI
SubCMCCCXXXII
SubCMCCCXXXIII
SubCMCCCXXXIV
SubCMCCCXXXV
SubCMCCCXXXVI
SubCMCCCXXXVII
SubCMCCCXXXVIII
SubCMCCCXXXIX
SubCMCCCXL
SubCMCCCXLI
SubCMCCCXLII
SubCMCCCXLIII
SubCMCCCXLIV
SubCMCCCXLV
SubCMCCCXLVI
SubCMCCCXLVII
SubCMCCCXLVIII
SubCMCCCXLIX
SubCMCCCL
SubCMCCCLI
SubCMCCCLII
SubCMCCCLIII
SubCMCCCLIV
SubCMCCCLV
SubCMCCCLVI
SubCMCCCLVII
SubCMCCCLVIII
SubCMCCCLIX
SubCMCCCLX
SubCMCCCLXI
SubCMCCCLXII
SubCMCCCLXIII
SubCMCCCLXIV
SubCMCCCLXV
SubCMCCCLXVI
SubCMCCCLXVII
SubCMCCCLXVIII
SubCMCCCLXIX
SubCMCCCLXX
SubCMCCCLXXI
SubCMCCCLXXII
SubCMCCCLXXIII
SubCMCCCLXXIV
SubCMCCCLXXV
SubCMCCCLXXVI
SubCMCCCLXXVII
SubCMCCCLXXVIII
SubCMCCCLXXIX
SubCMCCCLXXX
SubCMCCCLXXXI
SubCMCCCLXXXII
SubCMCCCLXXXIII
SubCMCCCLXXXIV
SubCMCCCLXXXV
SubCMCCCLXXXVI
SubCMCCCLXXXVII
SubCMCCCLXXXVIII
SubCMCCCLXXXIX
SubCMCCCXC
SubCMCCCXCI
SubCMCCCXCII
SubCMCCCXCIII
SubCMCCCXCIV
SubCMCCCXCV
SubCMCCCXCVI
SubCMCCCXCVII
SubCMCCCXCVIII
SubCMCCCXCIX
SubCMCD
SubCMCDI
SubCMCDII
SubCMCDIII
SubCMCDIV
SubCMCDV
SubCMCDVI
SubCMCDVII
SubCMCDVIII
SubCMCDIX
SubCMCDX
SubCMCDXI
SubCMCDXII
SubCMCDXIII
SubCMCDXIV
SubCMCDXV
SubCMCDXVI
SubCMCDXVII
SubCMCDXVIII
SubCMCDXIX
SubCMCDXX
SubCMCDXXI
SubCMCDXXII
SubCMCDXXIII
SubCMCDXXIV
SubCMCDXXV
SubCMCDXXVI
SubCMCDXXVII
SubCMCDXXVIII
SubCMCDXXIX
SubCMCDXXX
SubCMCDXXXI
SubCMCDXXXII
SubCMCDXXXIII
SubCMCDXXXIV
SubCMCDXXXV
SubCMCDXXXVI
SubCMCDXXXVII
SubCMCDXXXVIII
SubCMCDXXXIX
SubCMCDXL
SubCMCDXLI
SubCMCDXLII
SubCMCDXLIII
SubCMCDXLIV
SubCMCDXLV
SubCMCDXLVI
SubCMCDXLVII
SubCMCDXLVIII
SubCMCDXLIX
SubCMCDL
SubCMCDLI
SubCMCDLII
SubCMCDLIII
SubCMCDLIV
SubCMCDLV
SubCMCDLVI
SubCMCDLVII
SubCMCDLVIII
SubCMCDLIX
SubCMCDLX
SubCMCDLXI
SubCMCDLXII
SubCMCDLXIII
SubCMCDLXIV
SubCMCDLXV
SubCMCDLXVI
SubCMCDLXVII
SubCMCDLXVIII
SubCMCDLXIX
SubCMCDLXX
SubCMCDLXXI
SubCMCDLXXII
SubCMCDLXXIII
SubCMCDLXXIV
SubCMCDLXXV
SubCMCDLXXVI
SubCMCDLXXVII
SubCMCDLXXVIII
SubCMCDLXXIX
SubCMCDLXXX
SubCMCDLXXXI
SubCMCDLXXXII
SubCMCDLXXXIII
SubCMCDLXXXIV
SubCMCDLXXXV
SubCMCDLXXXVI
SubCMCDLXXXVII
SubCMCDLXXXVIII
SubCMCDLXXXIX
SubCMCDXC
SubCMCDXCI
SubCMCDXCII
SubCMCDXCIII
SubCMCDXCIV
SubCMCDXCV
SubCMCDXCVI
SubCMCDXCVII
SubCMCDXCVIII
SubCMCDXCIX
SubCMCM
SubCMCMI
SubCMCMII
SubCMCMIII
SubCMCMIV
SubCMCMV
SubCMCMVI
SubCMCMVII
SubCMCMVIII
SubCMCMIX
SubCMCMX
SubCMCMXI
SubCMCMXII
SubCMCMXIII
SubCMCMXIV
SubCMCMXV
SubCMCMXVI
SubCMCMXVII
SubCMCMXVIII
SubCMCMXIX
SubCMCMXX
SubCMCMXXI
SubCMCMXXII
SubCMCMXXIII
SubCMCMXXIV
SubCMCMXXV
SubCMCMXXVI
SubCMCMXXVII
SubCMCMXXVIII
SubCMCMXXIX
SubCMCMXXX
SubCMCMXXXI
SubCMCMXXXII
SubCMCMXXXIII
SubCMCMXXXIV
SubCMCMXXXV
SubCMCMXXXVI
SubCMCMXXXVII
SubCMCMXXXVIII
SubCMCMXXXIX
SubCMCMXL
SubCMCMXLI
SubCMCMXLII
SubCMCMXLIII
SubCMCMXLIV
SubCMCMXLV
SubCMCMXLVI
SubCMCMXLVII
SubCMCMXLVIII
SubCMCMXLIX
SubCMCML
SubCMCMLI
SubCMCMLII
SubCMCMLIII
SubCMCMLIV
SubCMCMLV
SubCMCMLVI
SubCMCMLVII
SubCMCMLVIII
SubCMCMLIX
SubCMCMLX
SubCMCMLXI
SubCMCMLXII
SubCMCMLXIII
SubCMCMLXIV
SubCMCMLXV
SubCMCMLXVI
SubCMCMLXVII
SubCMCMLXVIII
SubCMCMLXIX
SubCMCMLXX
SubCMCMLXXI
SubCMCMLXXII
SubCMCMLXXIII
SubCMCMLXXIV
SubCMCMLXXV
SubCMCMLXXVI
SubCMCMLXXVII
SubCMCMLXXVIII
SubCMCMLXXIX
SubCMCMLXXX
SubCMCMLXXXI
SubCMCMLXXXII
SubCMCMLXXXIII
SubCMCMLXXXIV
SubCMCMLXXXV
SubCMCMLXXXVI
SubCMCMLXXXVII
SubCMCMLXXXVIII
SubCMCMLXXXIX
SubCMCMXC
SubCMCMXCI
SubCMCMXCII
SubCMCMXCIII
SubCMCMXCIV
SubCMCMXCV
SubCMCMXCVI
SubCMCMXCVII
SubCMCMXCVIII
SubCMCMXCIX
SubCMM
SubCMMI
SubCMMII
SubCMMIII
SubCMMIV
SubCMMV
SubCMMVI
SubCMMVII
SubCMMVIII
SubCMMIX
SubCMMX
SubCMMXI
SubCMMXII
SubCMMXIII
SubCMMXIV
SubCMMXV
SubCMMXVI
SubCMMXVII
SubCMMXVIII
SubCMMXIX
SubCMMXX
SubCMMXXI
SubCMMXXII
SubCMMXXIII
SubCMMXXIV
SubCMMXXV
SubCMMXXVI
SubCMMXXVII
SubCMMXXVIII
SubCMMXXIX
SubCMMXXX
SubCMMXXXI
SubCMMXXXII
SubCMMXXXIII
SubCMMXXXIV
SubCMMXXXV
SubCMMXXXVI
SubCMMXXXVII
SubCMMXXXVIII
SubCMMXXXIX
SubCMMXL
SubCMMXLI
SubCMMXLII
SubCMMXLIII
SubCMMXLIV
SubCMMXLV
SubCMMXLVI
SubCMMXLVII
SubCMMXLVIII
SubCMMXLIX
SubCMML
SubCMMLI
SubCMMLII
SubCMMLIII
SubCMMLIV
SubCMMLV
SubCMMLVI
SubCMMLVII
SubCMMLVIII
SubCMMLIX
SubCMMLX
SubCMMLXI
SubCMMLXII
SubCMMLXIII
SubCMMLXIV
SubCMMLXV
SubCMMLXVI
SubCMMLXVII
SubCMMLXVIII
SubCMMLXIX
SubCMMLXX
SubCMMLXXI
SubCMMLXXII
SubCMMLXXIII
SubCMMLXXIV
SubCMMLXXV
SubCMMLXXVI
SubCMMLXXVII
SubCMMLXXVIII
SubCMMLXXIX
SubCMMLXXX
SubCMMLXXXI
SubCMMLXXXII
SubCMMLXXXIII
SubCMMLXXXIV
SubCMMLXXXV
SubCMMLXXXVI
SubCMMLXXXVII
SubCMMLXXXVIII
SubCMMLXXXIX
SubCMMXC
SubCMMXCI
SubCMMXCII
SubCMMXCIII
SubCMMXCIV
SubCMMXCV
SubCMMXCVI
SubCMMXCVII
SubCMMXCVIII
SubCMMXCIX
SubCMMC
SubCMMCI
SubCMMCII
SubCMMCIII
SubCMMCIV
SubCMMCV
SubCMMCVI
SubCMMCVII
SubCMMCVIII
SubCMMCIX
SubCMMCX
SubCMMCXI
SubCMMCXII
SubCMMCXIII
SubCMMCXIV
SubCMMCXV
SubCMMCXVI
SubCMMCXVII
SubCMMCXVIII
SubCMMCXIX
SubCMMCXX
SubCMMCXXI
SubCMMCXXII
SubCMMCXXIII
SubCMMCXXIV
SubCMMCXXV
SubCMMCXXVI
SubCMMCXXVII
SubCMMCXXVIII
SubCMMCXXIX
SubCMMCXXX
SubCMMCXXXI
SubCMMCXXXII
SubCMMCXXXIII
SubCMMCXXXIV
SubCMMCXXXV
SubCMMCXXXVI
SubCMMCXXXVII
SubCMMCXXXVIII
SubCMMCXXXIX
SubCMMCXL
SubCMMCXLI
SubCMMCXLII
SubCMMCXLIII
SubCMMCXLIV
SubCMMCXLV
SubCMMCXLVI
SubCMMCXLVII
SubCMMCXLVIII
SubCMMCXLIX
SubCMMCL
SubCMMCLI
SubCMMCLII
SubCMMCLIII
SubCMMCLIV
SubCMMCLV
SubCMMCLVI
SubCMMCLVII
SubCMMCLVIII
SubCMMCLIX
SubCMMCLX
SubCMMCLXI
SubCMMCLXII
SubCMMCLXIII
SubCMMCLXIV
SubCMMCLXV
SubCMMCLXVI
SubCMMCLXVII
SubCMMCLXVIII
SubCMMCLXIX
SubCMMCLXX
SubCMMCLXXI
SubCMMCLXXII
SubCMMCLXXIII
SubCMMCLXXIV
SubCMMCLXXV
SubCMMCLXXVI
SubCMMCLXXVII
SubCMMCLXXVIII
SubCMMCLXXIX
SubCMMCLXXX
SubCMMCLXXXI
SubCMMCLXXXII
SubCMMCLXXXIII
SubCMMCLXXXIV
SubCMMCLXXXV
SubCMMCLXXXVI
SubCMMCLXXXVII
SubCMMCLXXXVIII
SubCMMCLXXXIX
SubCMMCXC
SubCMMCXCI
SubCMMCXCII
SubCMMCXCIII
SubCMMCXCIV
SubCMMCXCV
SubCMMCXCVI
SubCMMCXCVII
SubCMMCXCVIII
SubCMMCXCIX
SubCMMCC
SubCMMCCI
SubCMMCCII
SubCMMCCIII
SubCMMCCIV
SubCMMCCV
SubCMMCCVI
SubCMMCCVII
SubCMMCCVIII
SubCMMCCIX
SubCMMCCX
SubCMMCCXI
SubCMMCCXII
SubCMMCCXIII
SubCMMCCXIV
SubCMMCCXV
SubCMMCCXVI
SubCMMCCXVII
SubCMMCCXVIII
SubCMMCCXIX
SubCMMCCXX
SubCMMCCXXI
SubCMMCCXXII
SubCMMCCXXIII
SubCMMCCXXIV
SubCMMCCXXV
SubCMMCCXXVI
SubCMMCCXXVII
SubCMMCCXXVIII
SubCMMCCXXIX
SubCMMCCXXX
SubCMMCCXXXI
SubCMMCCXXXII
SubCMMCCXXXIII
SubCMMCCXXXIV
SubCMMCCXXXV
SubCMMCCXXXVI
SubCMMCCXXXVII
SubCMMCCXXXVIII
SubCMMCCXXXIX
SubCMMCCXL
SubCMMCCXLI
SubCMMCCXLII
SubCMMCCXLIII
SubCMMCCXLIV
SubCMMCCXLV
SubCMMCCXLVI
SubCMMCCXLVII
SubCMMCCXLVIII
SubCMMCCXLIX
SubCMMCCL
SubCMMCCLI
SubCMMCCLII
SubCMMCCLIII
SubCMMCCLIV
SubCMMCCLV
SubCMMCCLVI
SubCMMCCLVII
SubCMMCCLVIII
SubCMMCCLIX
SubCMMCCLX
SubCMMCCLXI
SubCMMCCLXII
SubCMMCCLXIII
SubCMMCCLXIV
SubCMMCCLXV
SubCMMCCLXVI
SubCMMCCLXVII
SubCMMCCLXVIII
SubCMMCCLXIX
SubCMMCCLXX
SubCMMCCLXXI
SubCMMCCLXXII
SubCMMCCLXXIII
SubCMMCCLXXIV
SubCMMCCLXXV
SubCMMCCLXXVI
SubCMMCCLXXVII
SubCMMCCLXXVIII
SubCMMCCLXXIX
SubCMMCCLXXX
SubCMMCCLXXXI
SubCMMCCLXXXII
SubCMMCCLXXXIII
SubCMMCCLXXXIV
SubCMMCCLXXXV
SubCMMCCLXXXVI
SubCMMCCLXXXVII
SubCMMCCLXXXVIII
SubCMMCCLXXXIX
SubCMMCCXC
SubCMMCCXCI
SubCMMCCXCII
SubCMMCCXCIII
SubCMMCCXCIV
SubCMMCCXCV
SubCMMCCXCVI
SubCMMCCXCVII
SubCMMCCXCVIII
SubCMMCCXCIX
SubCMMCCC
SubCMMCCCI
SubCMMCCCII
SubCMMCCCIII
SubCMMCCCIV
SubCMMCCCV
SubCMMCCCVI
SubCMMCCCVII
SubCMMCCCVIII
SubCMMCCCIX
SubCMMCCCX
SubCMMCCCXI
SubCMMCCCXII
SubCMMCCCXIII
SubCMMCCCXIV
SubCMMCCCXV
SubCMMCCCXVI
SubCMMCCCXVII
SubCMMCCCXVIII
SubCMMCCCXIX
SubCMMCCCXX
SubCMMCCCXXI
SubCMMCCCXXII
SubCMMCCCXXIII
SubCMMCCCXXIV
SubCMMCCCXXV
SubCMMCCCXXVI
SubCMMCCCXXVII
SubCMMCCCXXVIII
SubCMMCCCXXIX
SubCMMCCCXXX
SubCMMCCCXXXI
SubCMMCCCXXXII
SubCMMCCCXXXIII
SubCMMCCCXXXIV
SubCMMCCCXXXV
SubCMMCCCXXXVI
SubCMMCCCXXXVII
SubCMMCCCXXXVIII
SubCMMCCCXXXIX
SubCMMCCCXL
SubCMMCCCXLI
SubCMMCCCXLII
SubCMMCCCXLIII
SubCMMCCCXLIV
SubCMMCCCXLV
SubCMMCCCXLVI
SubCMMCCCXLVII
SubCMMCCCXLVIII
SubCMMCCCXLIX
SubCMMCCCL
SubCMMCCCLI
SubCMMCCCLII
SubCMMCCCLIII
SubCMMCCCLIV
SubCMMCCCLV
SubCMMCCCLVI
SubCMMCCCLVII
SubCMMCCCLVIII
SubCMMCCCLIX
SubCMMCCCLX
SubCMMCCCLXI
SubCMMCCCLXII
SubCMMCCCLXIII
SubCMMCCCLXIV
SubCMMCCCLXV
SubCMMCCCLXVI
SubCMMCCCLXVII
SubCMMCCCLXVIII
SubCMMCCCLXIX
SubCMMCCCLXX
SubCMMCCCLXXI
SubCMMCCCLXXII
SubCMMCCCLXXIII
SubCMMCCCLXXIV
SubCMMCCCLXXV
SubCMMCCCLXXVI
SubCMMCCCLXXVII
SubCMMCCCLXXVIII
SubCMMCCCLXXIX
SubCMMCCCLXXX
SubCMMCCCLXXXI
SubCMMCCCLXXXII
SubCMMCCCLXXXIII
SubCMMCCCLXXXIV
SubCMMCCCLXXXV
SubCMMCCCLXXXVI
SubCMMCCCLXXXVII
SubCMMCCCLXXXVIII
SubCMMCCCLXXXIX
SubCMMCCCXC
SubCMMCCCXCI
SubCMMCCCXCII
SubCMMCCCXCIII
SubCMMCCCXCIV
SubCMMCCCXCV
SubCMMCCCXCVI
SubCMMCCCXCVII
SubCMMCCCXCVIII
SubCMMCCCXCIX
SubCMMCD
SubCMMCDI
SubCMMCDII
SubCMMCDIII
SubCMMCDIV
SubCMMCDV
SubCMMCDVI
SubCMMCDVII
SubCMMCDVIII
SubCMMCDIX
SubCMMCDX
SubCMMCDXI
SubCMMCDXII
SubCMMCDXIII
SubCMMCDXIV
SubCMMCDXV
SubCMMCDXVI
SubCMMCDXVII
SubCMMCDXVIII
SubCMMCDXIX
SubCMMCDXX
SubCMMCDXXI
SubCMMCDXXII
SubCMMCDXXIII
SubCMMCDXXIV
SubCMMCDXXV
SubCMMCDXXVI
SubCMMCDXXVII
SubCMMCDXXVIII
SubCMMCDXXIX
SubCMMCDXXX
SubCMMCDXXXI
SubCMMCDXXXII
SubCMMCDXXXIII
SubCMMCDXXXIV
SubCMMCDXXXV
SubCMMCDXXXVI
SubCMMCDXXXVII
SubCMMCDXXXVIII
SubCMMCDXXXIX
SubCMMCDXL
SubCMMCDXLI
SubCMMCDXLII
SubCMMCDXLIII
SubCMMCDXLIV
SubCMMCDXLV
SubCMMCDXLVI
SubCMMCDXLVII
SubCMMCDXLVIII
SubCMMCDXLIX
SubCMMCDL
SubCMMCDLI
SubCMMCDLII
SubCMMCDLIII
SubCMMCDLIV
SubCMMCDLV
SubCMMCDLVI
SubCMMCDLVII
SubCMMCDLVIII
SubCMMCDLIX
SubCMMCDLX
SubCMMCDLXI
SubCMMCDLXII
SubCMMCDLXIII
SubCMMCDLXIV
SubCMMCDLXV
SubCMMCDLXVI
SubCMMCDLXVII
SubCMMCDLXVIII
SubCMMCDLXIX
SubCMMCDLXX
SubCMMCDLXXI
SubCMMCDLXXII
SubCMMCDLXXIII
SubCMMCDLXXIV
SubCMMCDLXXV
SubCMMCDLXXVI
SubCMMCDLXXVII
SubCMMCDLXXVIII
SubCMMCDLXXIX
SubCMMCDLXXX
SubCMMCDLXXXI
SubCMMCDLXXXII
SubCMMCDLXXXIII
SubCMMCDLXXXIV
SubCMMCDLXXXV
SubCMMCDLXXXVI
SubCMMCDLXXXVII
SubCMMCDLXXXVIII
SubCMMCDLXXXIX
SubCMMCDXC
SubCMMCDXCI
SubCMMCDXCII
SubCMMCDXCIII
SubCMMCDXCIV
SubCMMCDXCV
SubCMMCDXCVI
SubCMMCDXCVII
SubCMMCDXCV



Heath u. Spaulding ad nat.

Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. v. Th. Fischer, Cassel.

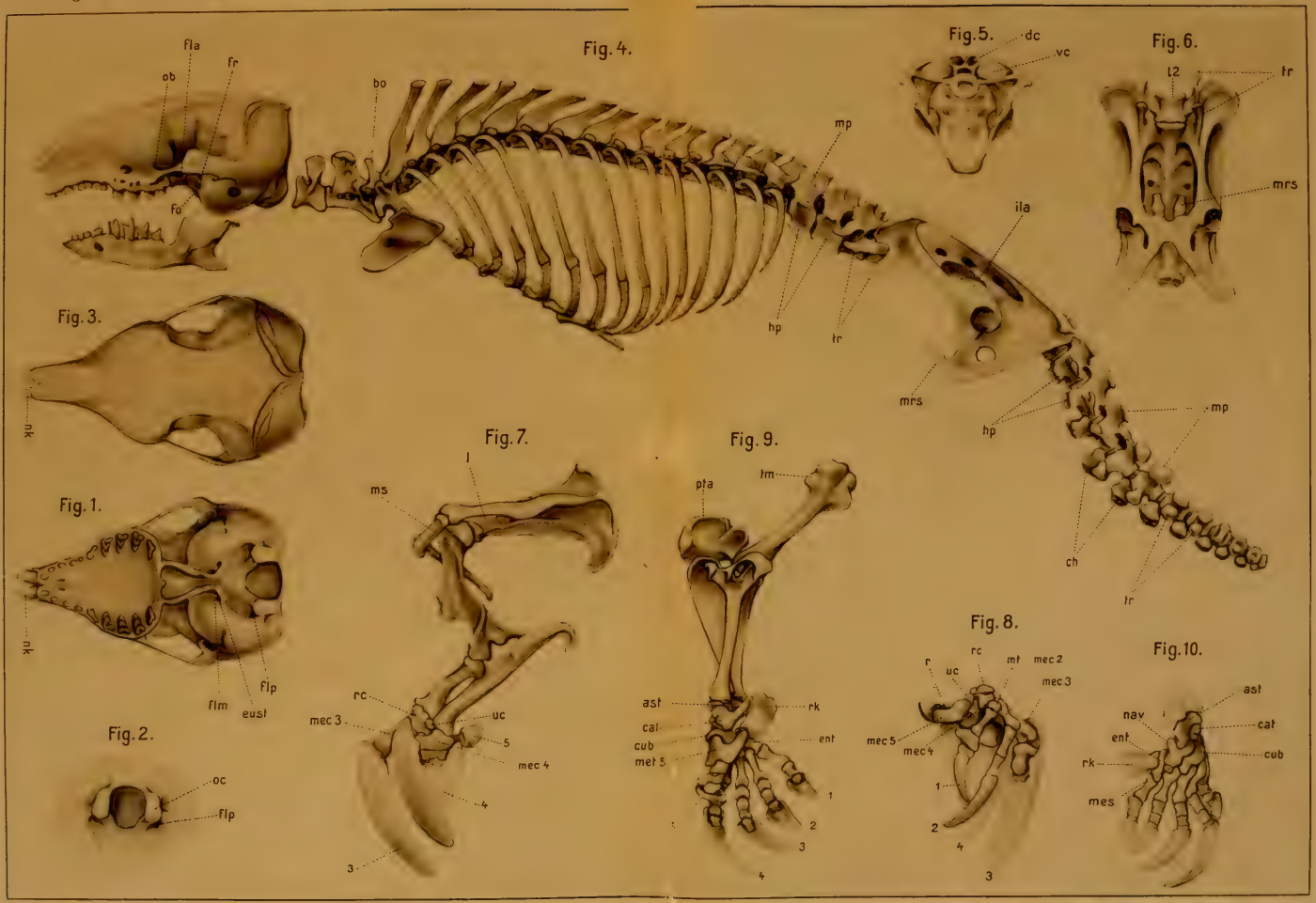
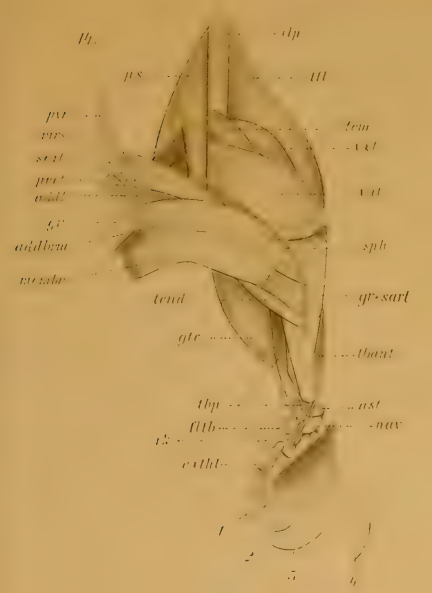
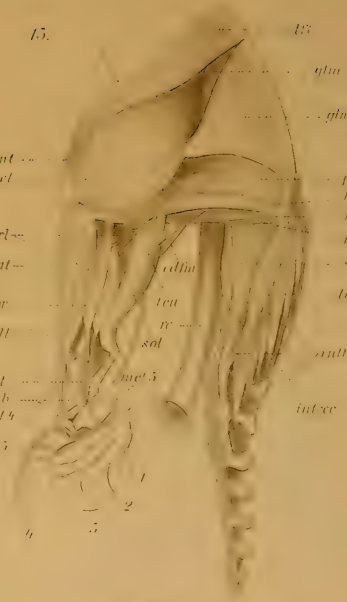


Fig. 1.
nk
flm
flp
eust
Fig. 2.
oc
flp
Fig. 3.
nk
Fig. 4.
fla
ob
fr
fo
bo
mp
hp
tr
ila
mrs
ch
Fig. 5.
dc
vc
Fig. 6.
t2
tr
mrs
Fig. 7.
l
ms
rc
mec 3
uc
5
mec 4
4
3
Fig. 8.
r
rc
uc
mt
mec 2
mec 3
mec 5
mec 4
1
2
4
3
Fig. 9.
pta
tm
ast
rk
cal
cub
met 5
ent
1
2
3
4
Fig. 10.
ast
nav
cal
ent
cub
rk
mes


14.
dp
ps
III
pvt
vas
scal
pect
add
gr
addbrm
vecabr
trm
vat
vat
sph
tend
gr+sart
gtr
tbant
tbp
ast
fltb
nav
extbt
1
2
3
4

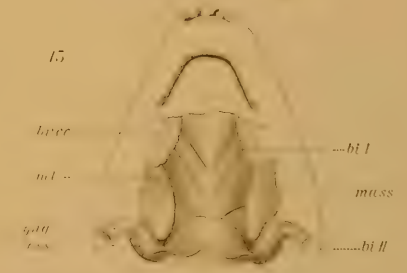
17.
g
ls
ltd
ted

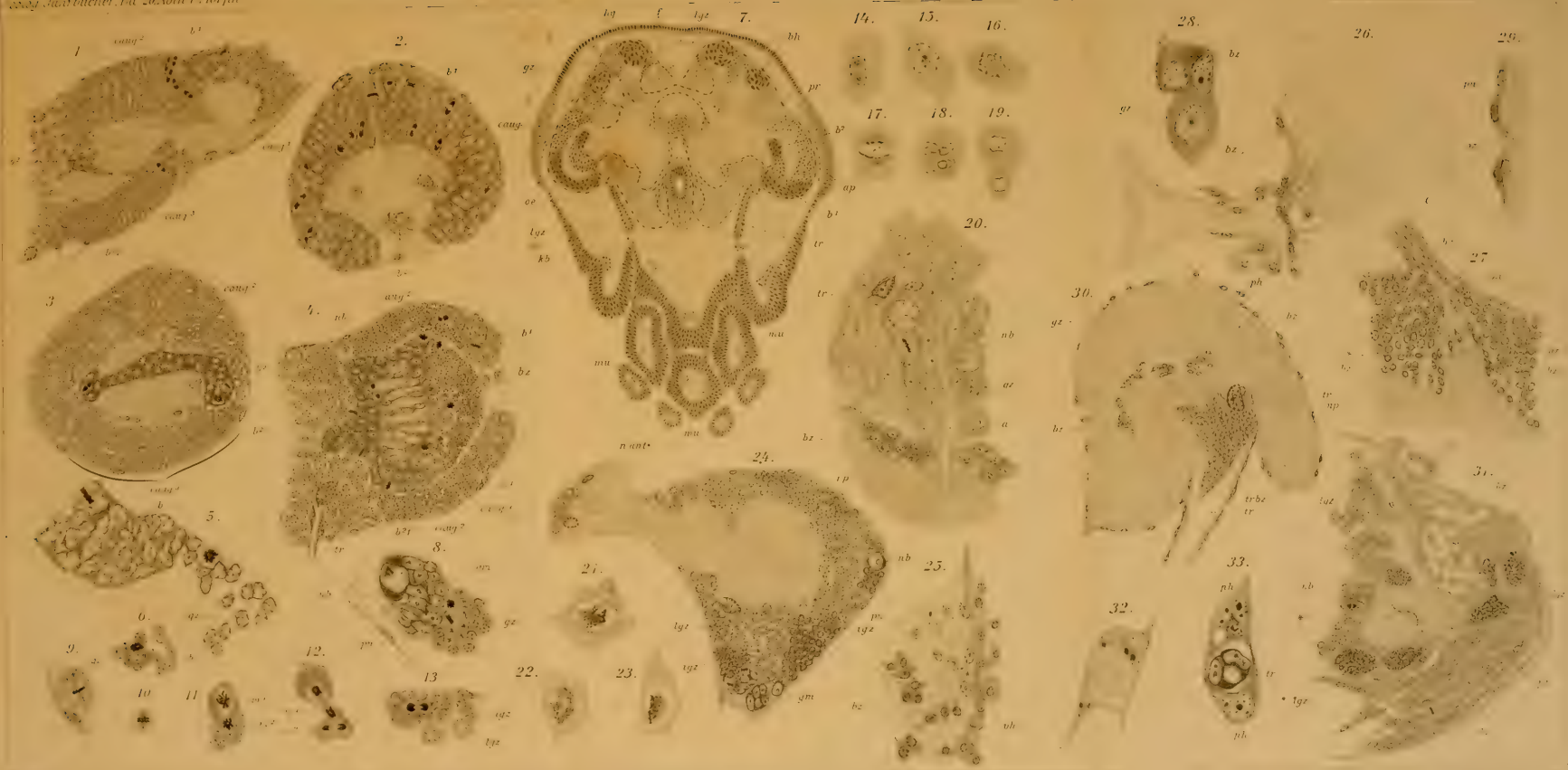
16.
g
ps
ls


15.
III
qtm
qtmr
vat
vat
prl
tbant
prbr
extbl
cal-ast
cub
met 4
5
add
lat
tend
vecabr
sacc
text
sol
extl
met 5
intcc
1
2
3
4

12.
tmp
zyg
ghg
par
sbm
sphn
buc
a1
hl I
mass

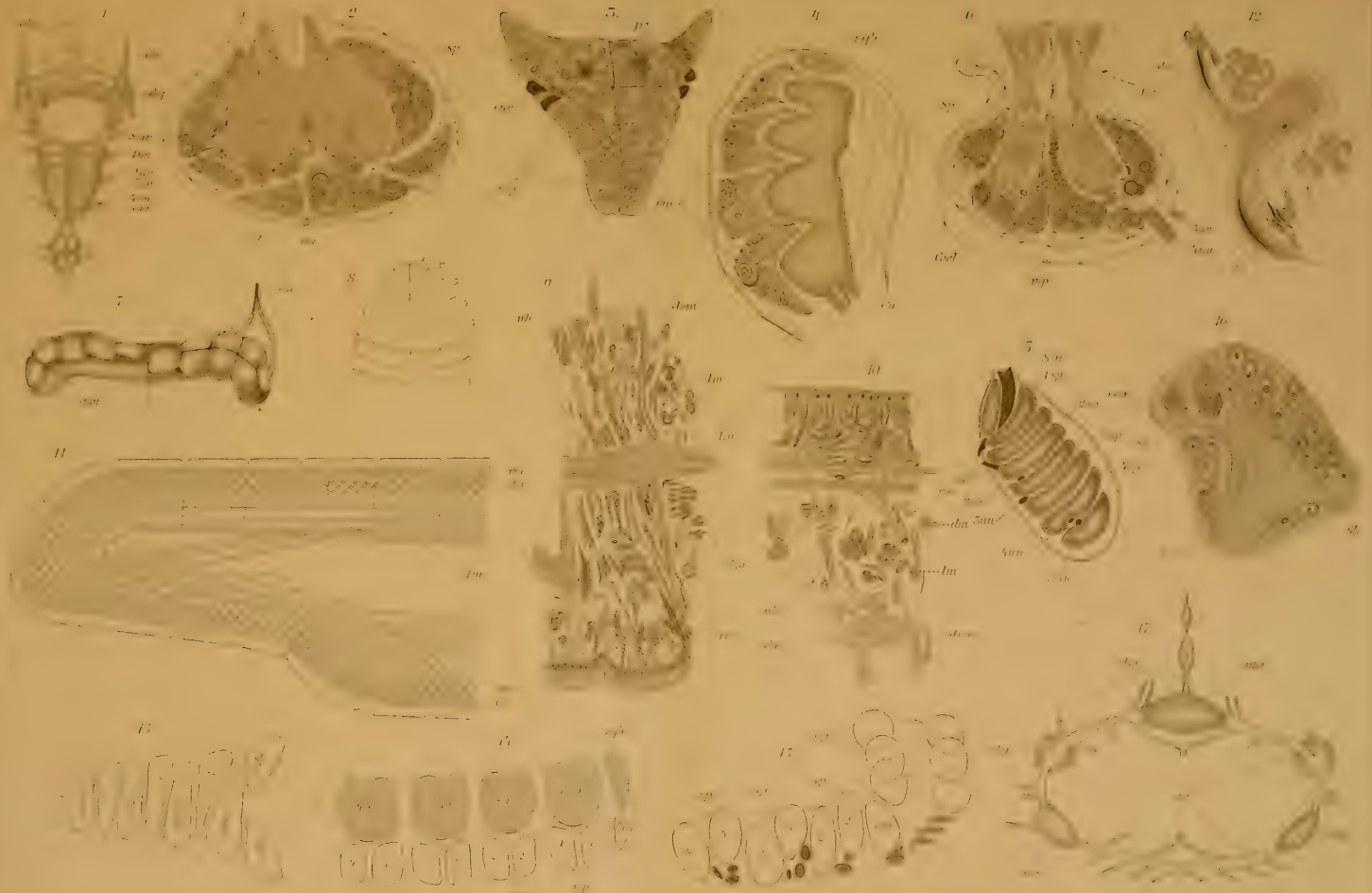
11.
1
2
4
5


13
bcc
nct
gag
bi I
mass
bi II



V. Bauer & Co.

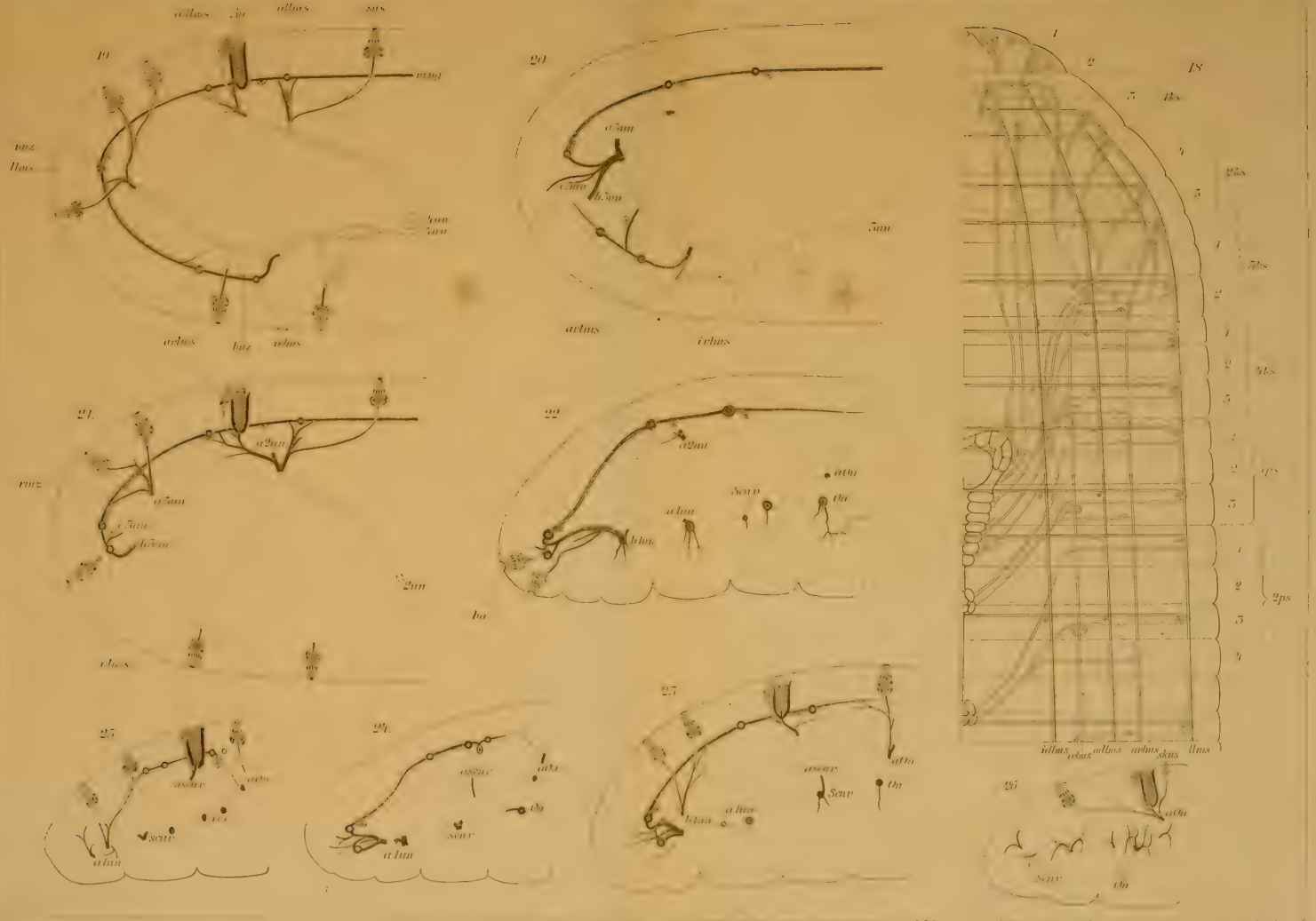
Verlag Gustav Fischer, Jena

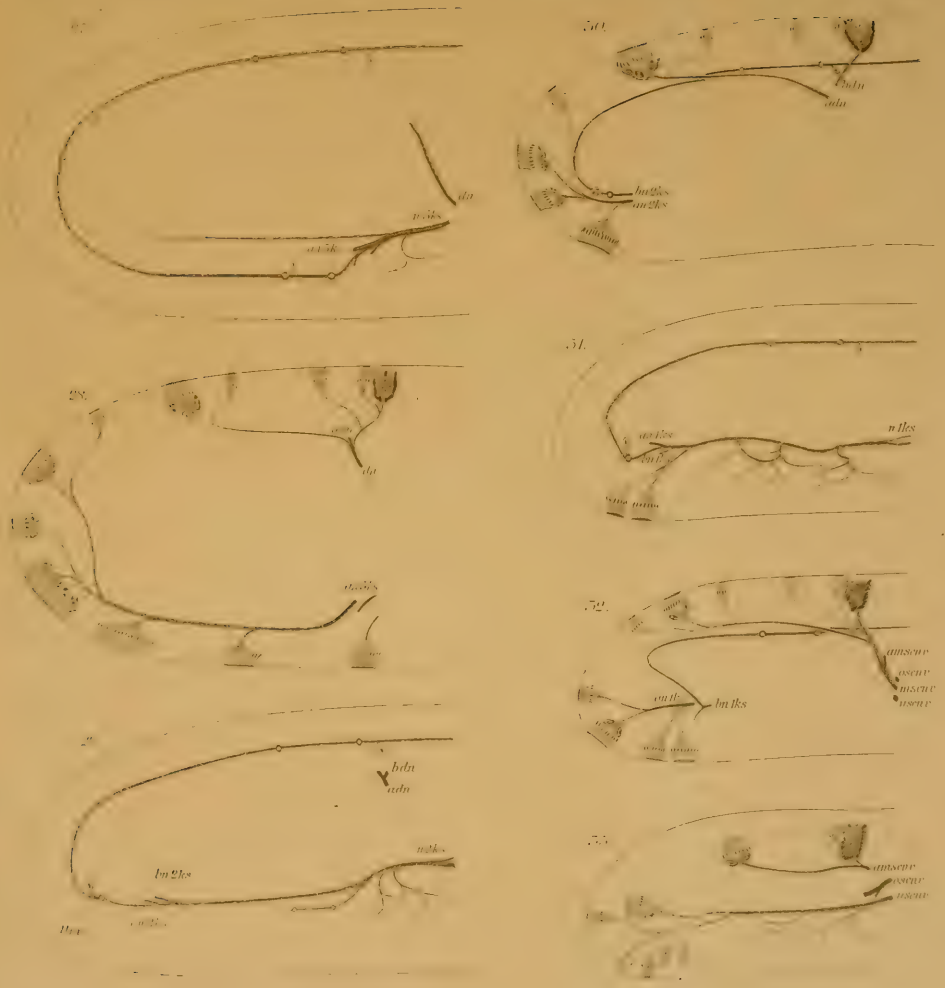


C. Lindner gez.

Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. v. Th. Fischer, Cassel.


19
20
21
22
23
24
25
26
27
18
5am
4am
3am
2am
1am
Scav
Oh
ath
ath
ath



Verlag Gustav Fischer Lith. Anst. v. J. Brand, Jena.

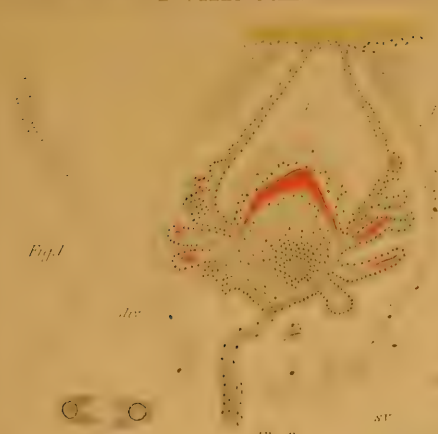


Fig. 1

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 16.

Fig. 4.

Fig. 10.

Fig. 12.

Fig. 20.

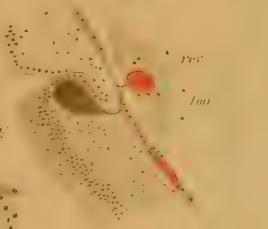


Fig. 13.

Fig. 5.

Fig. 7.

Fig. 9.

Fig. 19.

Fig. 6.

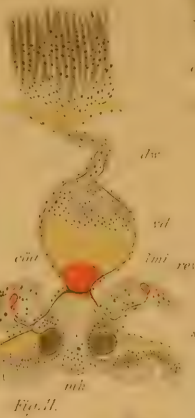


Fig. 17.

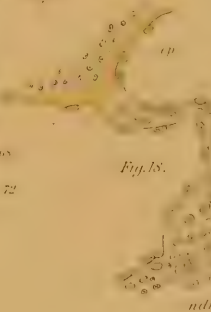


Fig. 18.

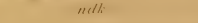


Fig. 15.

Fig. 8.

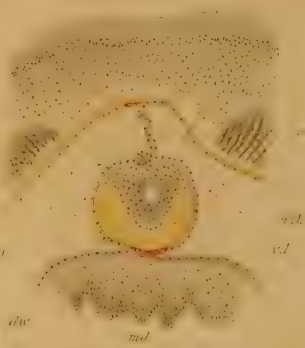


Fig. 14.

Fröhlich et Morrill del. Verlag von Gustav Fischer Lith. Anst. v.

Fig. 22.

Fig. 21.

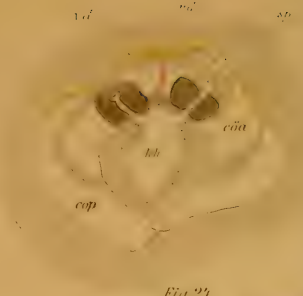


Fig. 32.

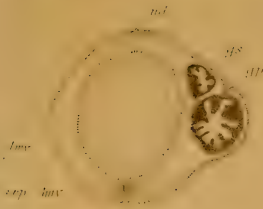


Fig. 40.

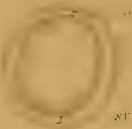


Fig. 30.

Fig. 25.

Fig. 26.

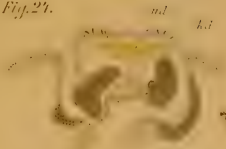


Fig. 33.

Fig. 41.

Fig. 37.

Fig. 31.

Fig. 23.

Fig. 27.

Fig. 35.

Fig. 39.

Fig. 39.

Fig. 29.

Fig. 28.

Fig. 36.

Fig. 42.

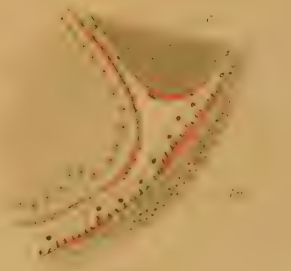
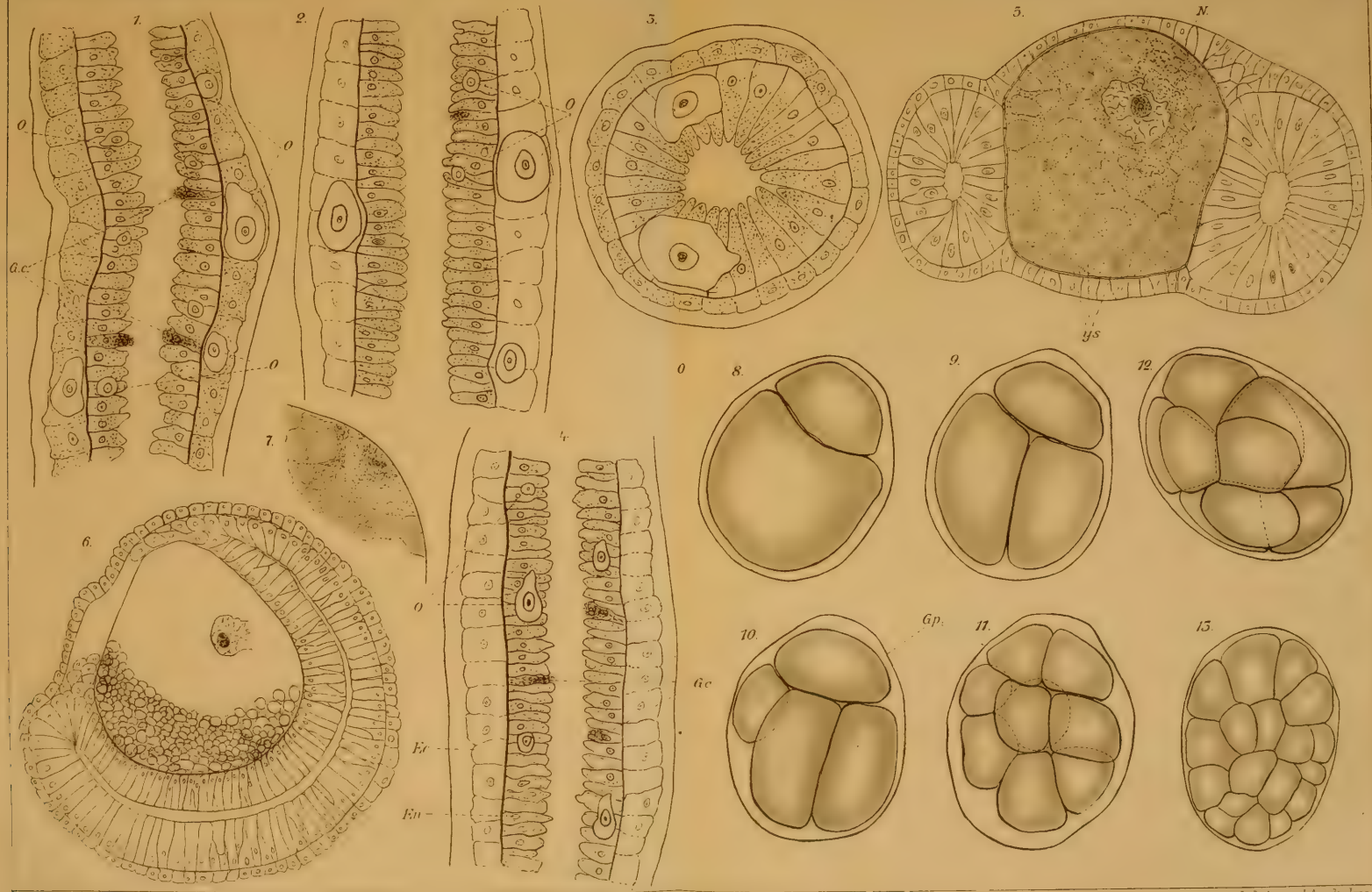


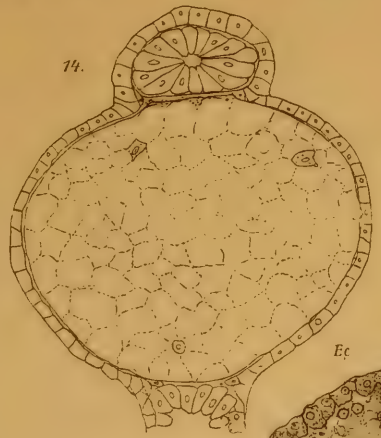
Fig. 38.

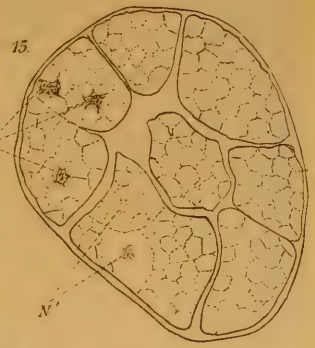
Castiglioni et Mesrel del.

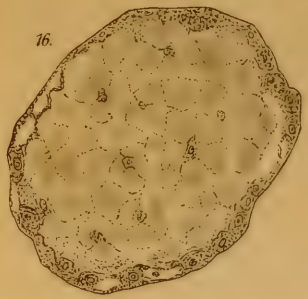
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

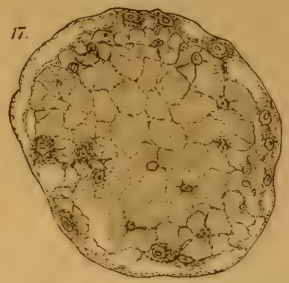
Lith. Anstalt F. Wirsing, Jena.

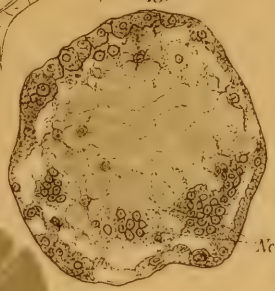

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
N.
ys
O
G.c.
Gp.
Gc
Er
En

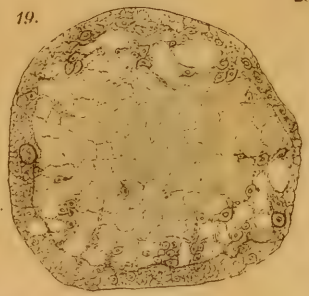

14.
Ec

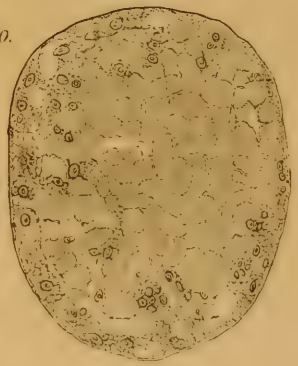

15.
N
N'

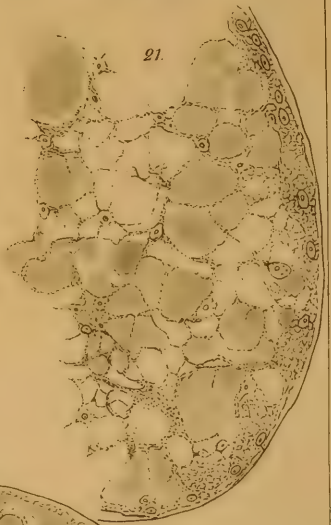

16.

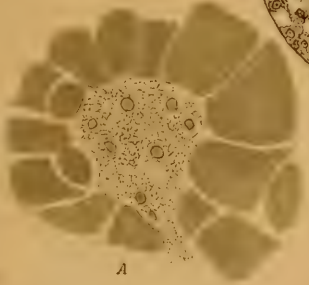

17.

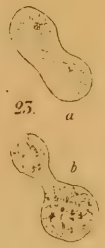

18.
Nc


19.
Rl

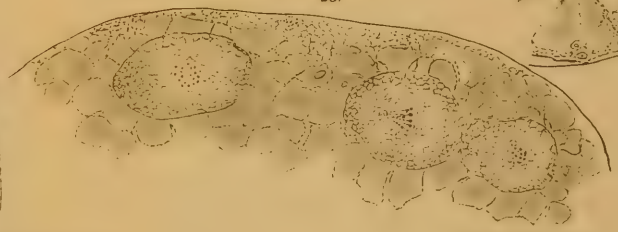

20.

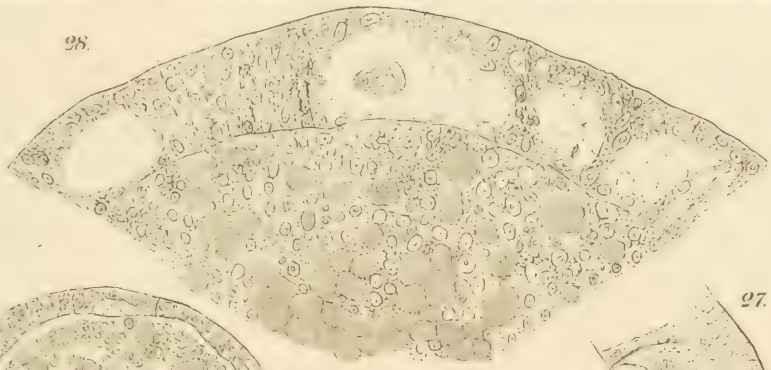

21.


22.
A
B

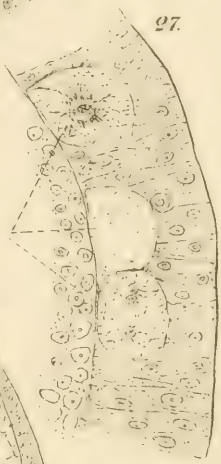

23.
a
b

24.


25.


28.

26.
Gc.
Ect.
Gc.


27.
Gc.

29.

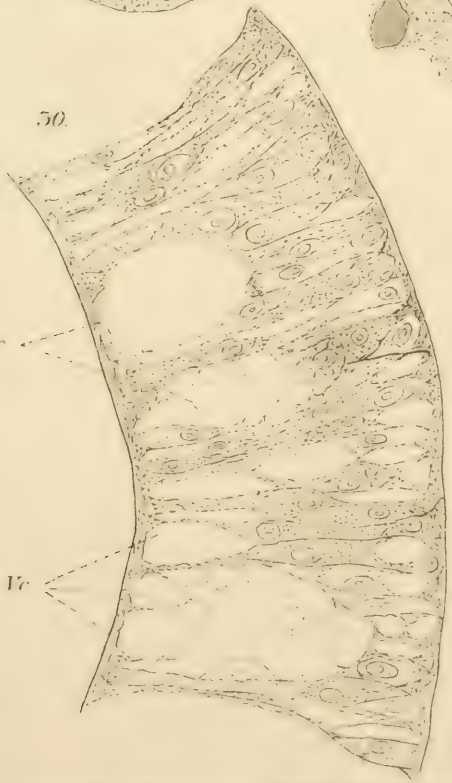

30.
Vc
Vc

Fig. 1
c
f
a
e
d
b

Fig. 2
c'
c
a
b

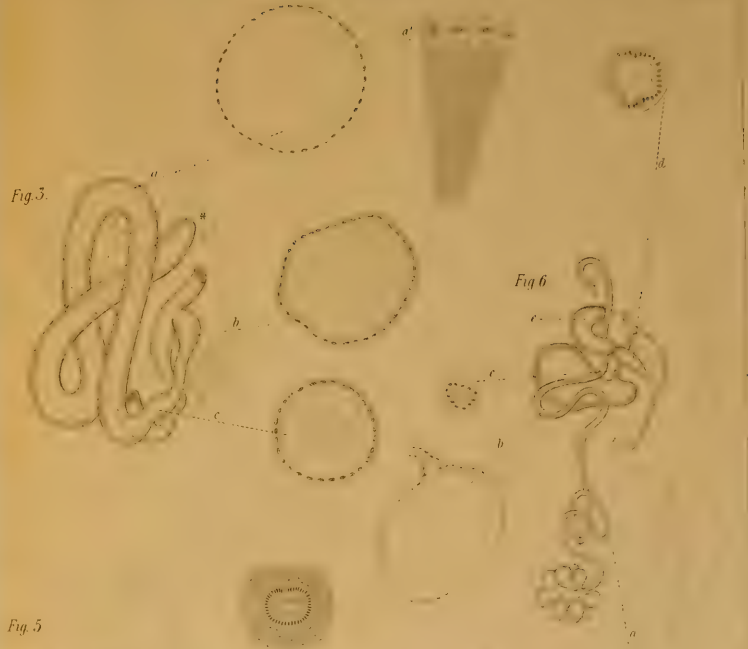


Fig. 3.
a'
d
a
a''
b
c
Fig. 6
c'
c
b
a

Fig. 4
g
f
e
d
b
c
a
b'
d'
d''

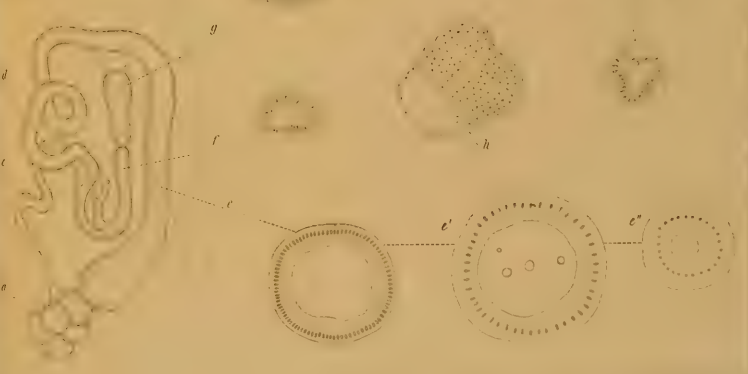


Fig. 5
g
d
f
c
b
a
h
c'
c''

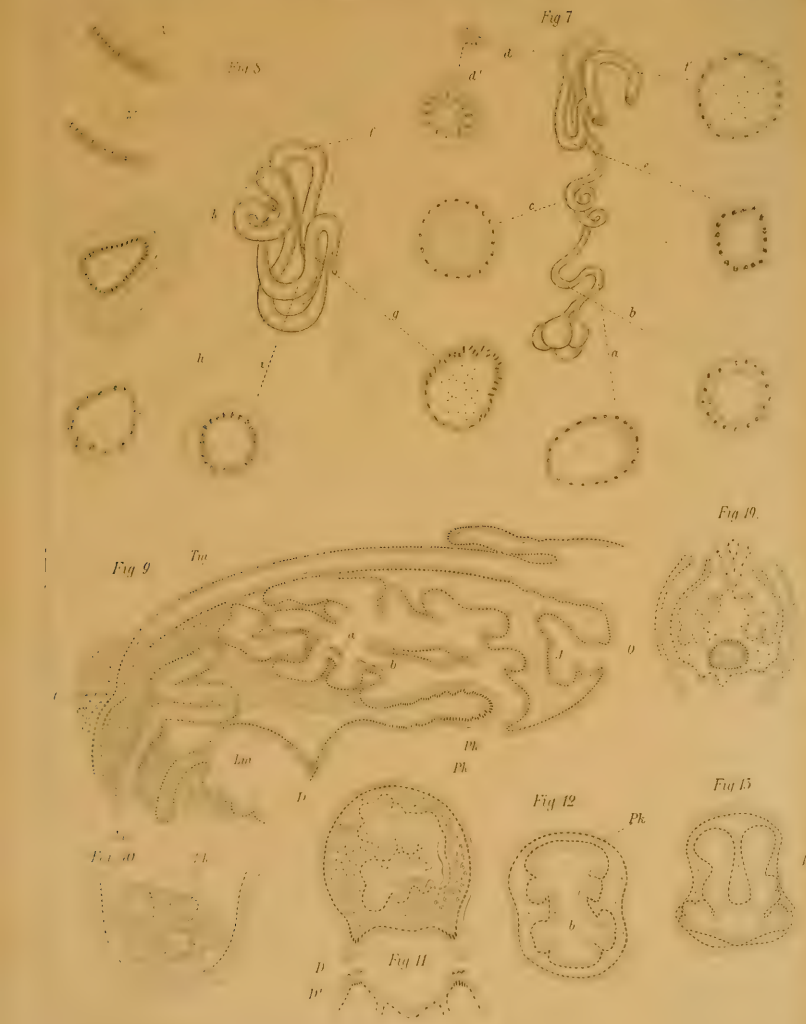


Fig 7
Fig 8
Fig 9
Tra
Lm
Pk
Fig 10
Fig 11
Fig 12
Fig 13
Fig 14
Fig 15
Fig 16
Fig 17
Fig 18
Fig 20
Fig 21
Fig 22
Fig 23
Fig 24
Fig 25
Fig 26
Fig 27
Fig 28
Fig 29
Bm
Bm'
Bm''
Bm'''
Tr
N

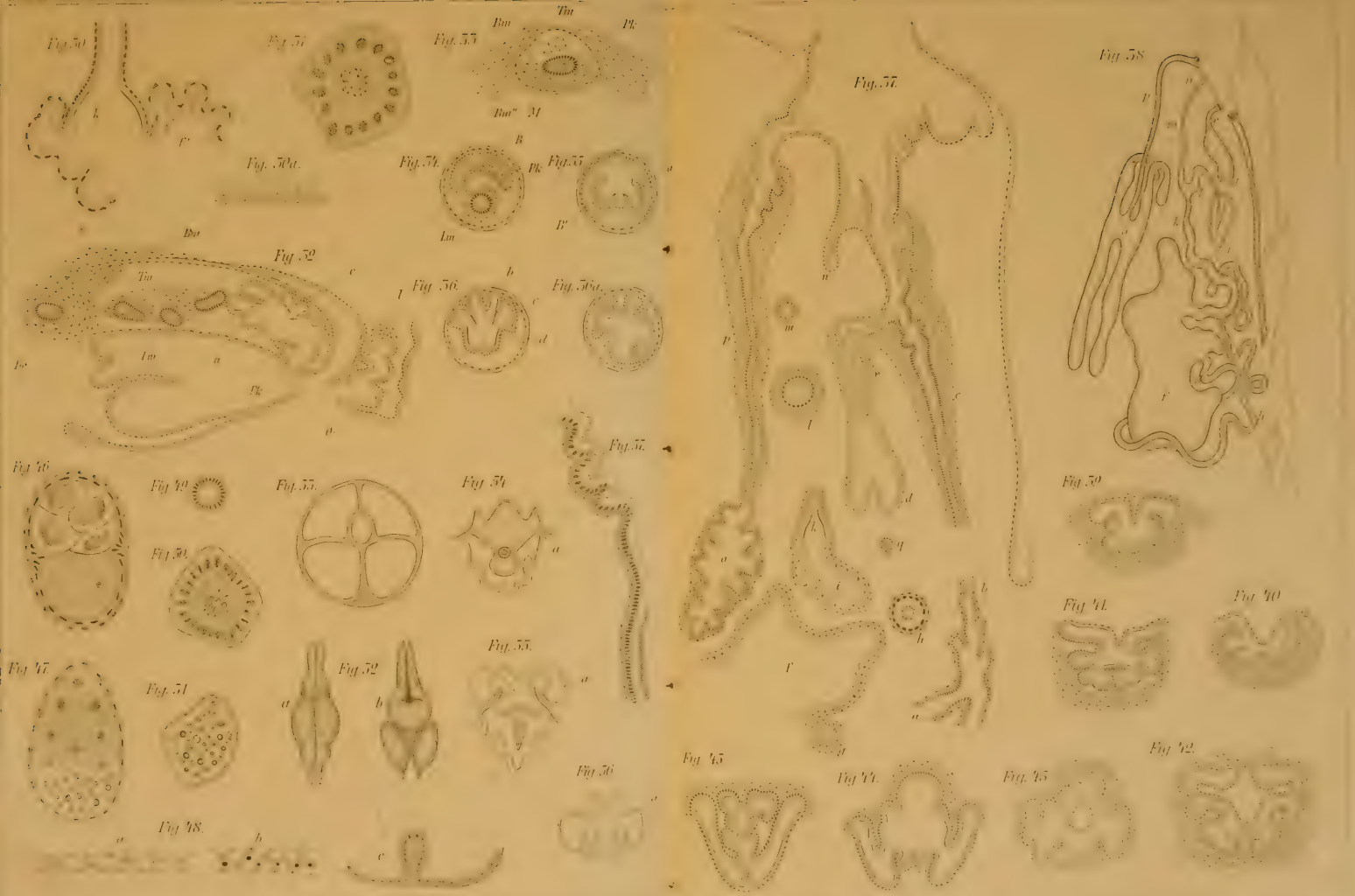
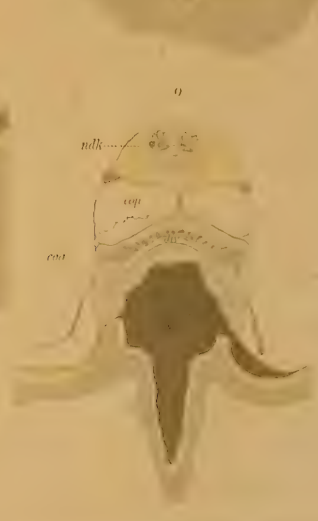


Fig. 50
Fig. 50a.
Fig. 51
Fig. 52
Fig. 53
Fig. 54
Fig. 55
Fig. 56
Fig. 56a.
Fig. 57
Fig. 57.
Fig. 58
Fig. 59
Fig. 40
Fig. 40
Fig. 41
Fig. 42
Fig. 43
Fig. 44
Fig. 45
Fig. 46
Fig. 47
Fig. 48
Fig. 49
Fig. 50
Fig. 51
Fig. 52
Fig. 53
Fig. 54
Fig. 55
Fig. 56
Tm
Bm
Pk
Lm
Bm'
M
B
B'
a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
l
m
n
o
p
r
s
t
u
v
w
x
y
z



Lehmann & Gustav Fischer, Jena.

10
md
11
12
13
14
15
16
17
18

19
23
20
21
22
24
25

Fig. 1.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

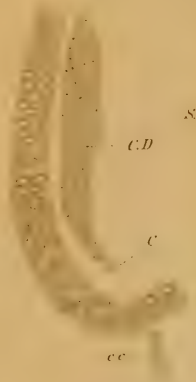


Fig. 6.

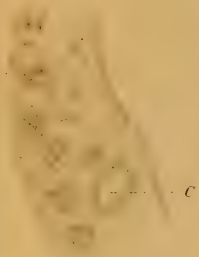


Fig. 7.

Fig. 2.

Fig. 8.

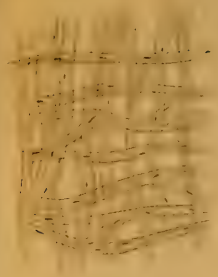


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

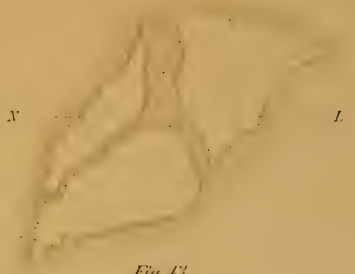


Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15.

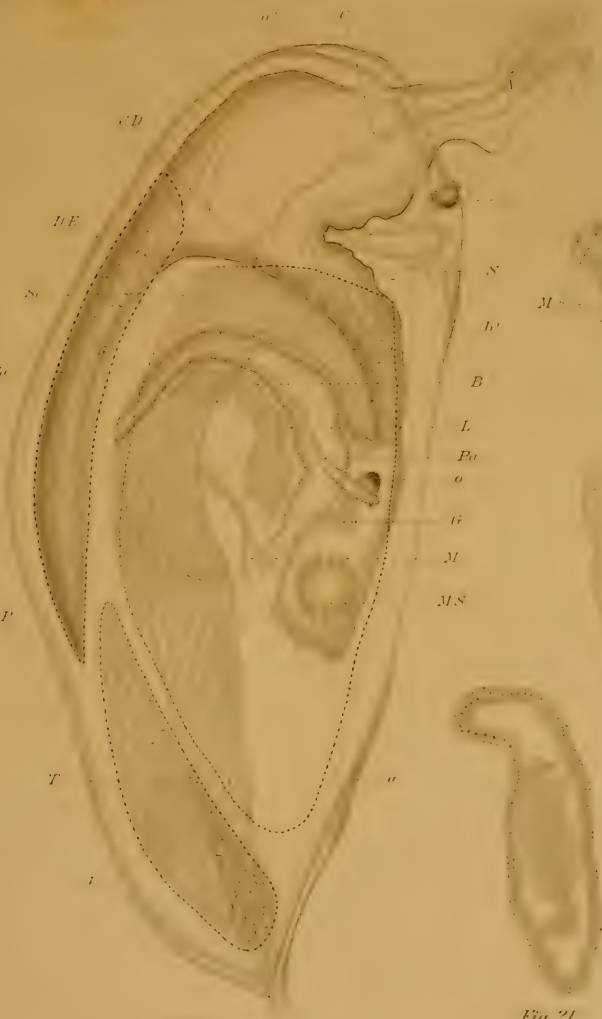


Fig. 16.

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21.

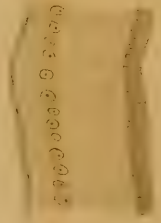


Fig. 22.

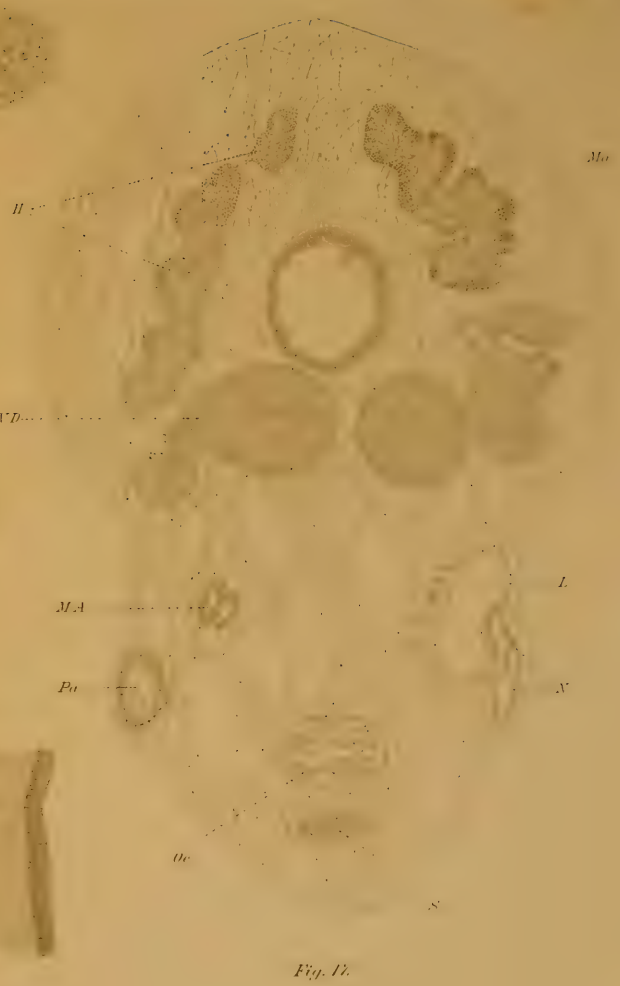
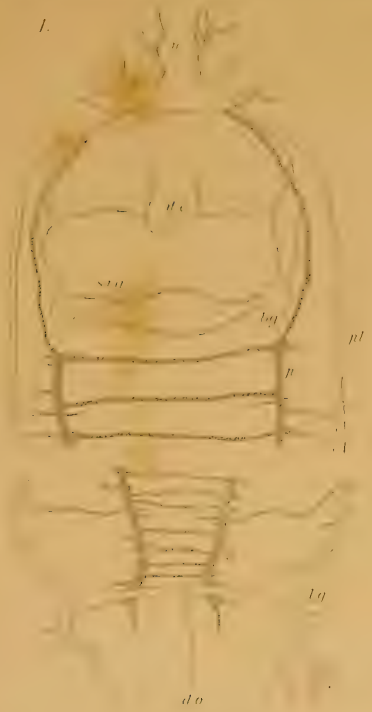


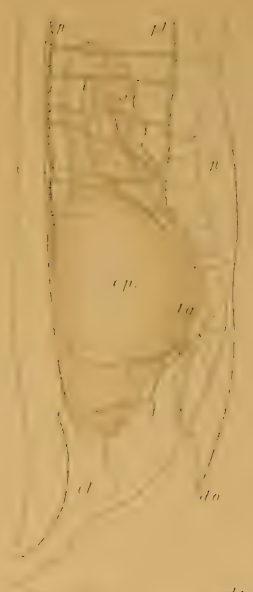
Fig. 17.

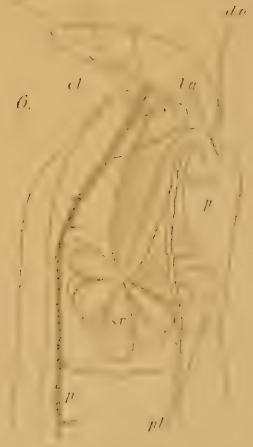
Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

Fig. 23.

Hoffendahl, gez. Verlag v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. K. Weeser, Jena.

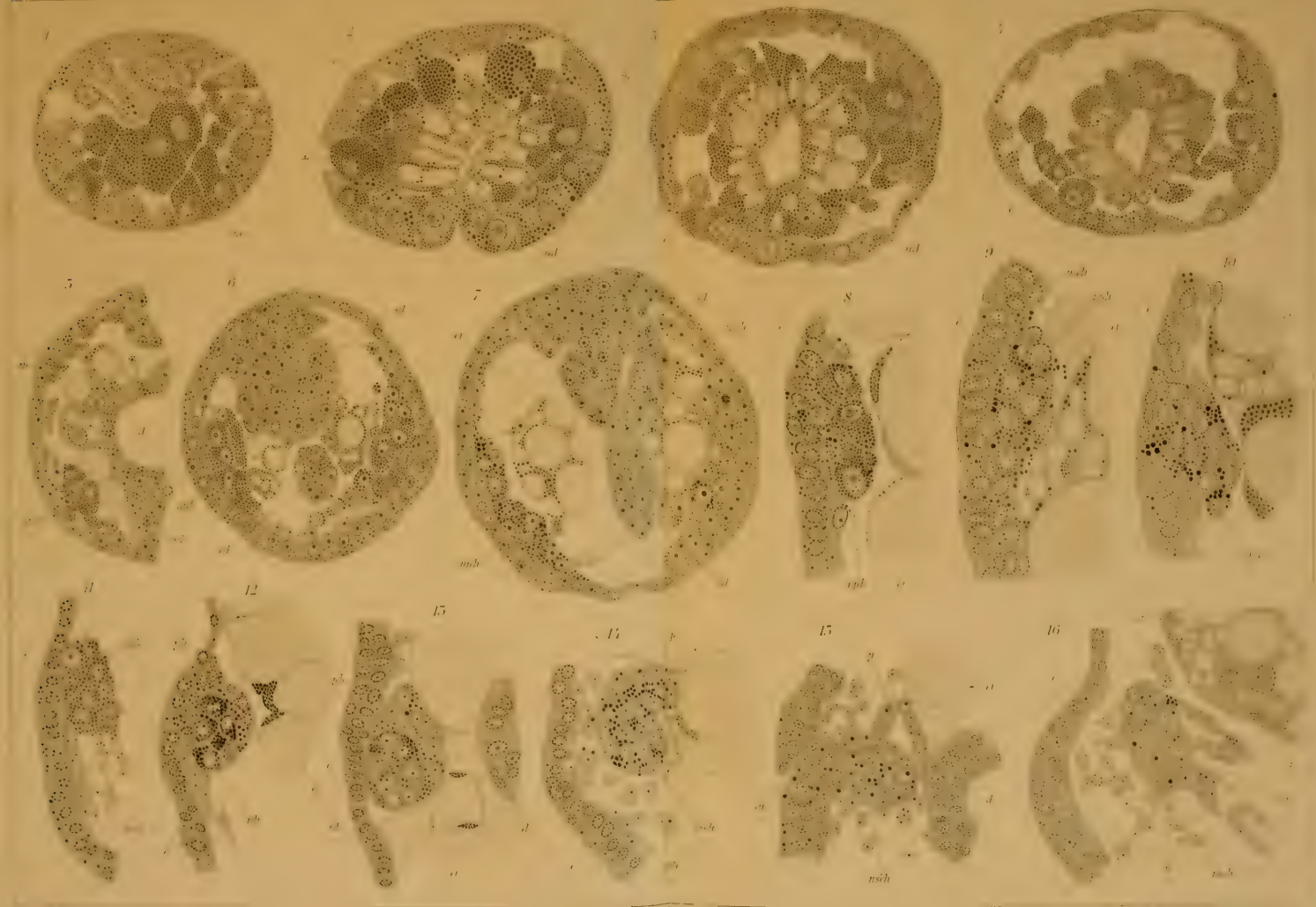


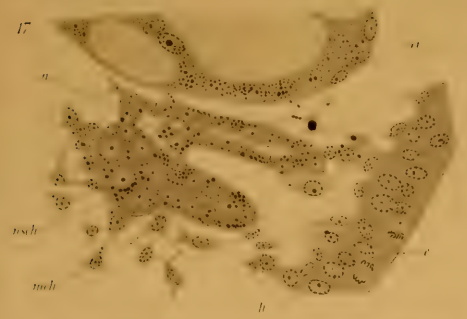


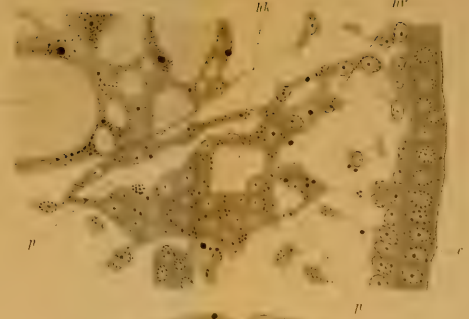


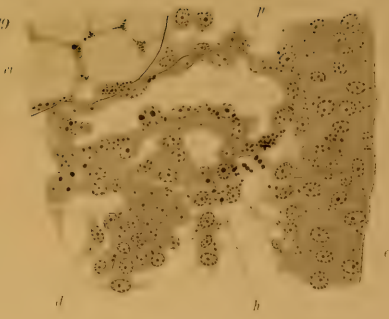
Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

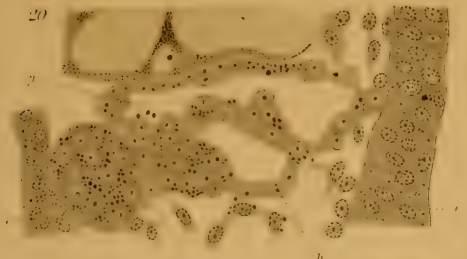
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

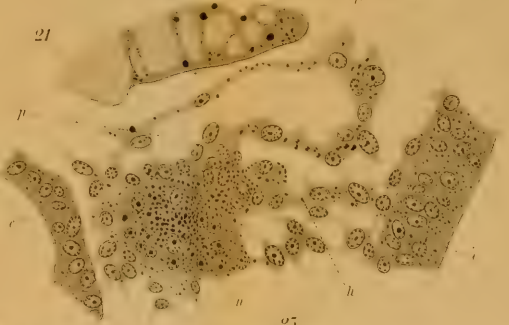

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
nsh

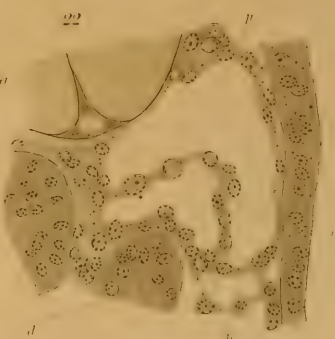

17
a
n
vesh
mch
h
c

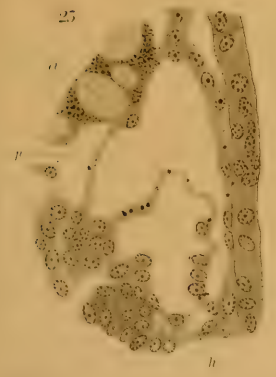

18
bh
hv
a
p
c
p

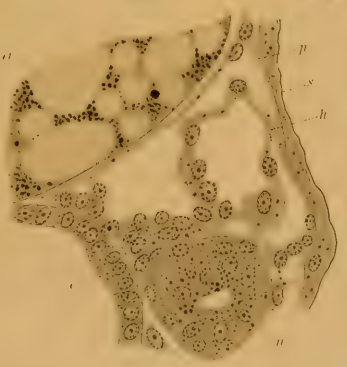

19
p
a
c
d
h

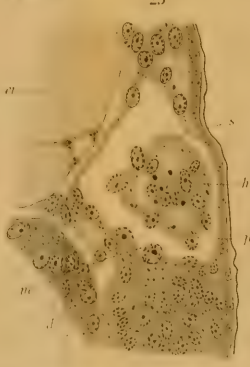

20
p
c
n
h

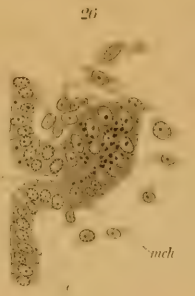

21
p
c
n
h

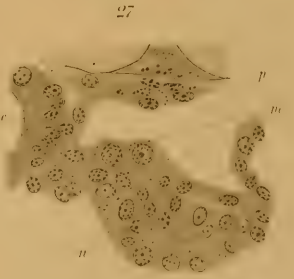

22
p
a
d
h

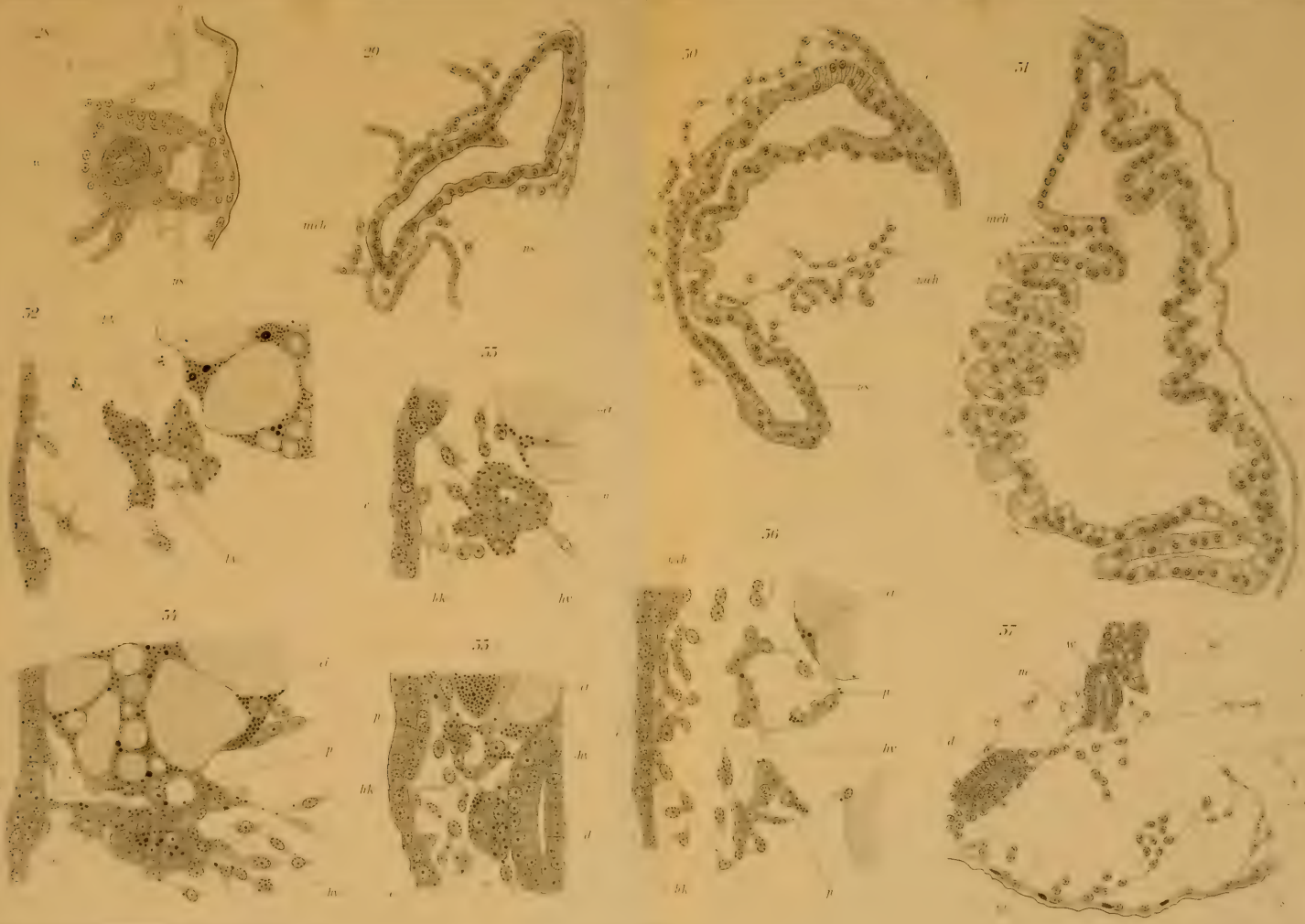

23
a
p
h


24
a
p
s
h
c
n


25
a
s
h
p
m
l


26
am
mch
c


27
p
hv
c
n



Verlag v. Gustav Fischer in Jena

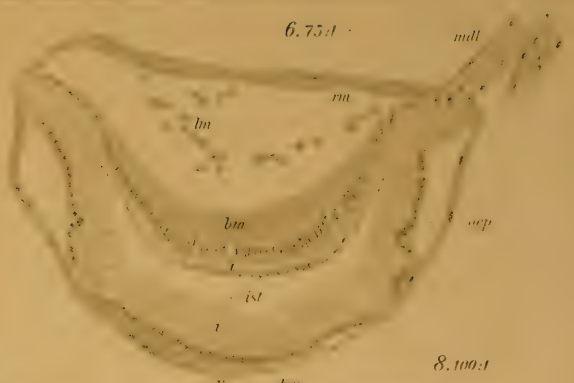
Verlag von Gustav Fischer in Jena

Fig. 74.
Fig. 75.
Fig. 76
Fig. 77
Fig. 78
Fig. 79
Fig. 81
Fig. 82
Fig. 84
Fig. 85
Fig. 86
Fig. 87
Fig. 88
Fig. 89
Fig. 90
Fig. 91
Fig. 92
Fig. 93.
Fig. 94.
Fig. 95.
Fig. 96.
Fig. 97.
Fig. 98
Fig. 99.
Fig. 100.
Fig. 101.
Fig. 102.
Fig. 103.
Fig. 104.
Fig. 105.
Fig. 106.
Fig. 107.
Fig. 108.
Fig. 109
Fig. 110.
Fig. 111

1. 125:1
bgw
kh
rm
ocpi
lm
lm

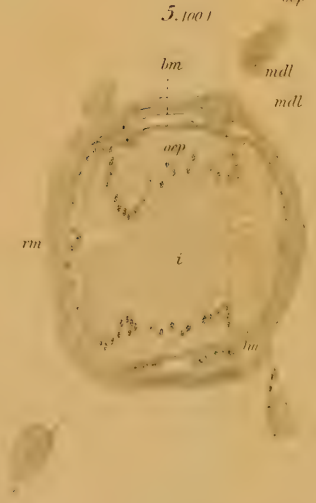
2. 100:1
i
i
ocpi
lc
lm
rm
tp
lm

4. 100:1
i
lm
rm
bm
ocp
kh

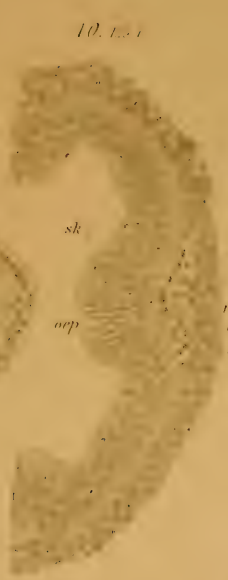

6. 75:1
mdl
rm
lm
bm
ocp
ist
i
v

8. 100:1
bm
rm
v
lm
ocp
i
d
bm

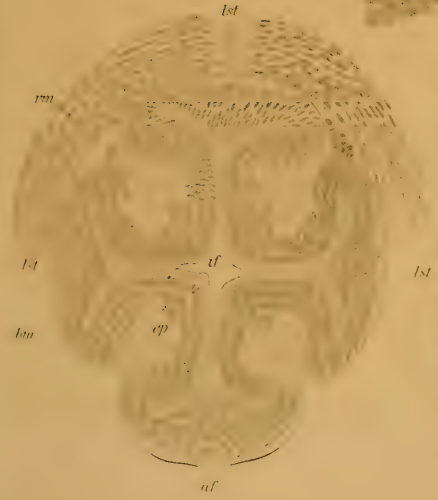
3. 100:1
tp
mdl
ocp
bm
i
lm
rm
mdl


5. 100:1
bm
mdl
mdl
ocp
rm
i
bm

7. 75:1
v
ocp
rm
i
ist
bgw
lm
lm
rm
d

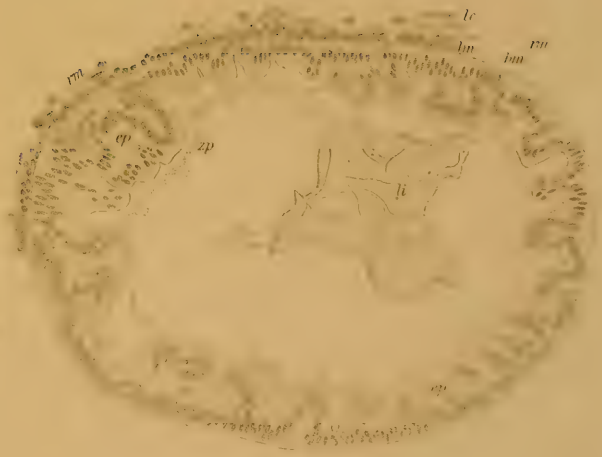


12. mx 1

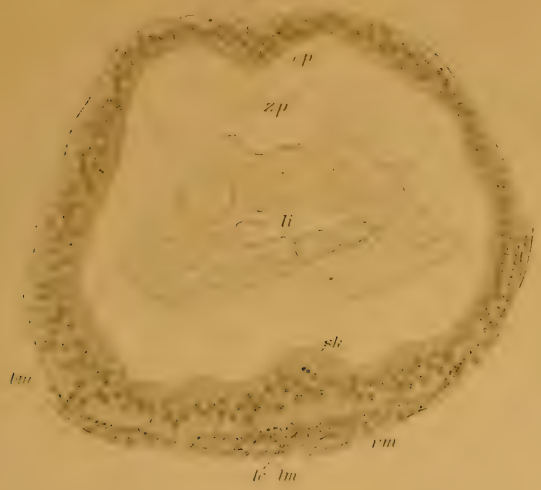


13. mx 1

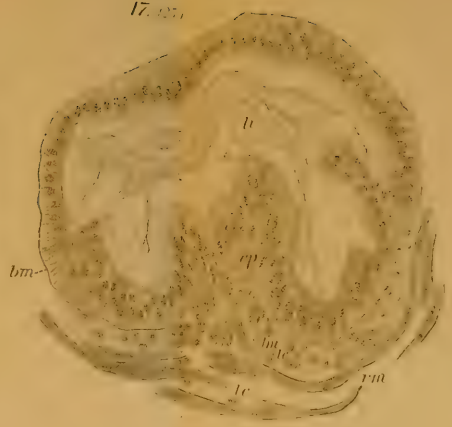
14. mx 1



16. 125:1

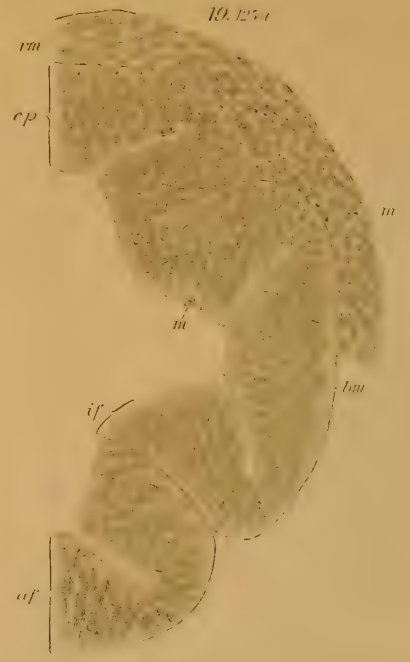


17. 125:1

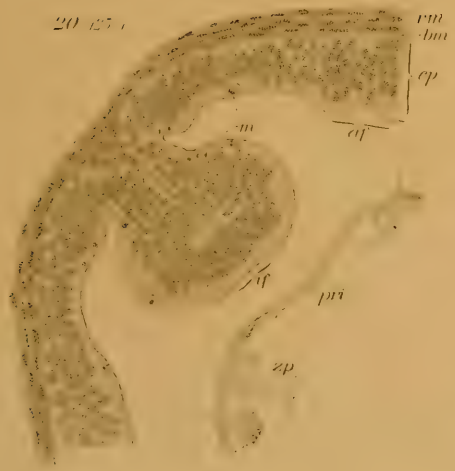


18. 125:1

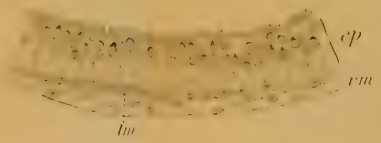
19. 125:1



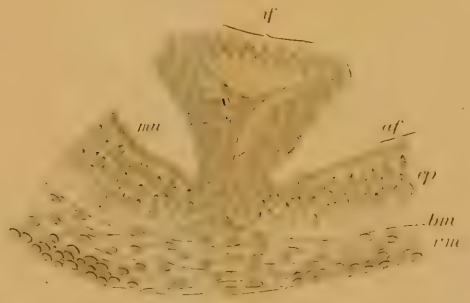
20. 125:1



22. 125:1



21. 125:1



25 a, 26 a

25 b, 26 a

26 a, 26 b

26 b, 26 b

26 c, 26 b

26 d, 26 b

25 c, 26 b

25 d, 26 b

26 e, 26 b

26 f, 26 b

26 g, 26 b

25 e, 26 b

25 f, 26 b

25 k, 26 b

26 h, 26 b

26 i, 26 b

26 k, 26 b

25 g, 26 b

25 h, 26 b

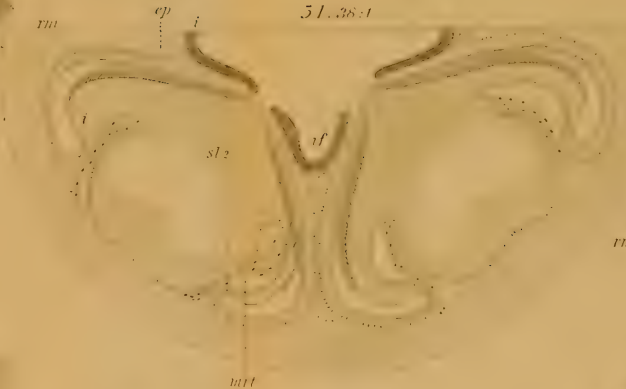
25 i, 26 b

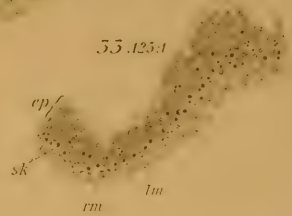
27. 125:1
af
cp
m
bm
rm

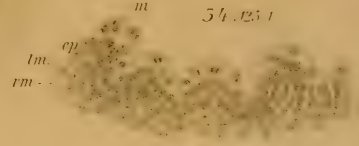
30. 38:1
ep
lm-bqw
rm
cp
af
i
sect
tertf
ae
mrt

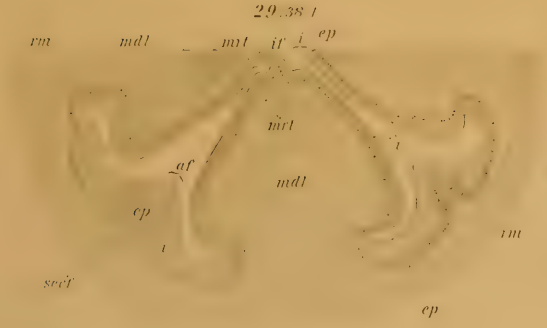
32. 125:1
m
ep
lm
rm

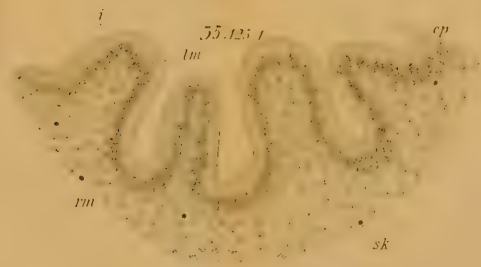
28. 125:1
tf
af
cp
mu
bm
rm
sk

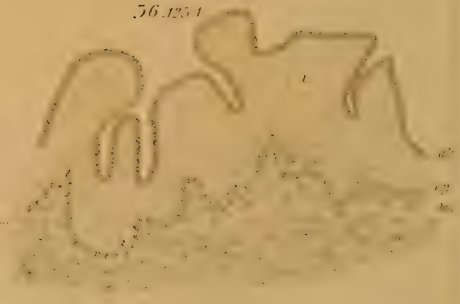

31. 38:1
rm
ep
i
sl 2
af
mrt


33. 125:1
ep
sk
lm
rm

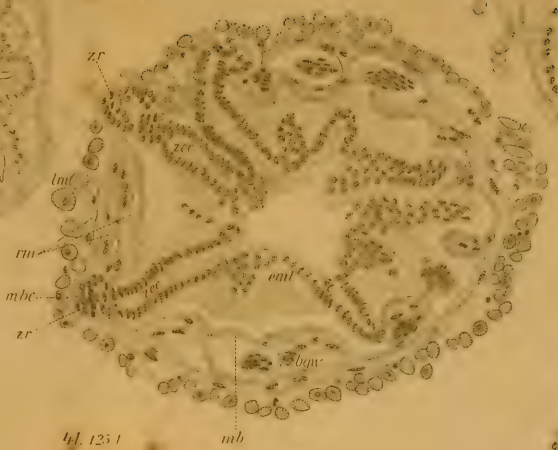

34. 125:1
m
ep
lm
rm

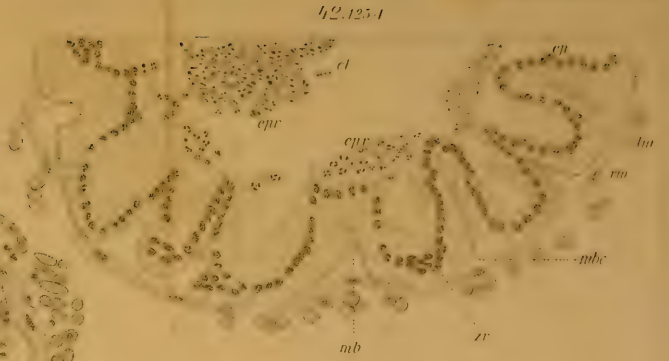

29. 38:1
rm
md1
mt
tf
i
ep
mrt
af
md1
cp
i
rm
sect
ep
terf.


35. 125:1
i
cp
lm
rm
sk

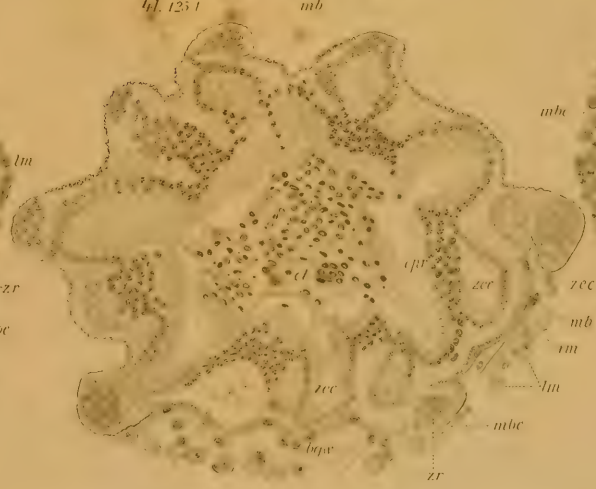

36. 125:1
i
lm
rm

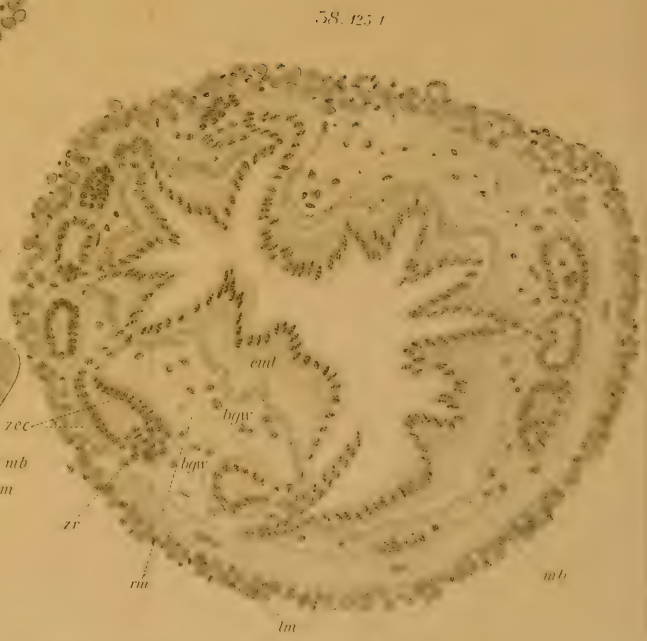
37. 100:1
oep
Dvz
mb
mdl
emdl
rm
lm


39. 125:1
zr
lmc
rm
mbc
zcc
eml
bgw
mb


42. 125:1
cl
epr
cp
lm
rm
mbc
mb
zr

40. 125:1
rm
bgw
lm
eml
epr
zr
mbc
zcc
mb


41. 125:1
cl
epr
zcc
mb
rm
lm
mbc
bgw
zr

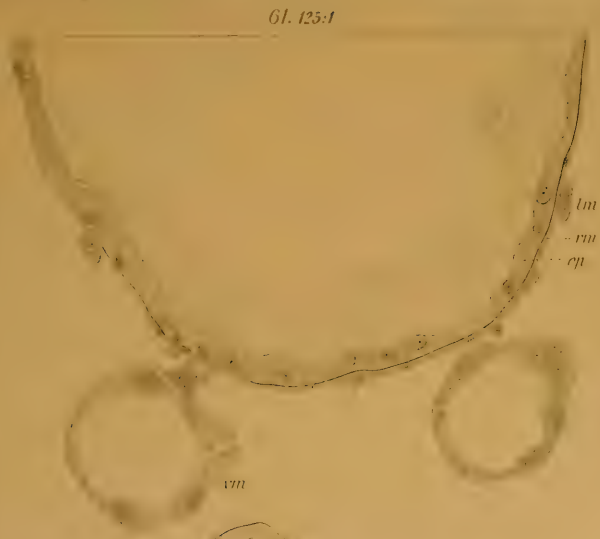

38. 125:1
mbc
eml
bgw
zcc
mb
rm
lm
zr

Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

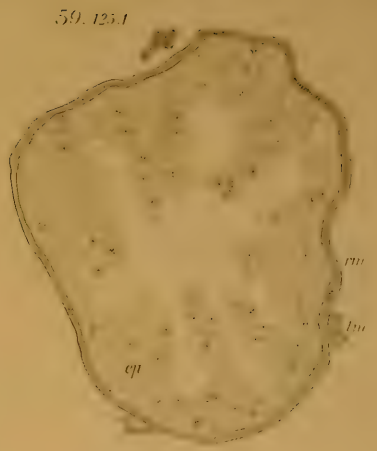
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Verlag Gustav Fischer, Jena.

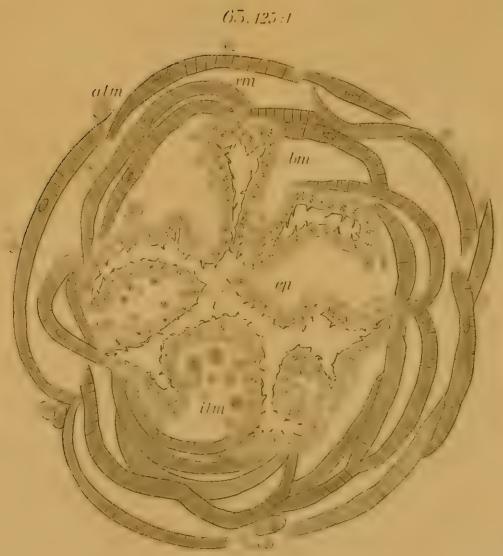
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.


61. 125:1
lm
rm
ep
vm

60. 125:1
lm
rm
ep
i
mb


59. 125:1
rm
lm
ep

58. 125:1
lm
ep
rm
57. 125:1
lm
rm
mb
ep


65. 125:1
alm
rm
lm
ep
ilm

62. 125:1
ep
i
rm
mb
lm

64. 125:1

i

ep

vm

vm

bgw

vm

mep

bgw

rm

iz

lm

mb

67. 100:1.

at

pep

rm

i

sh

mb

68. 125:1

sh

rm

dlm

pep

i

vlm

bgw

cl

cl

mb

65. 100:1

mep

mb

lm

at

rm

i

iz

mb

sh

pep

69. 125:1

rm

pep

dm

vlm

bgw

sh

cl

66. 125:1

a

vm

ep

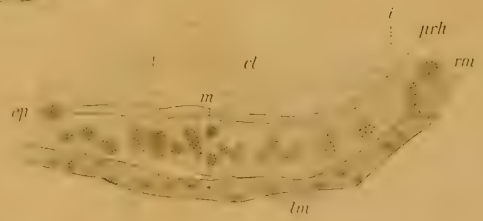
bgw

Verlag Gustav Fischer, Jena.

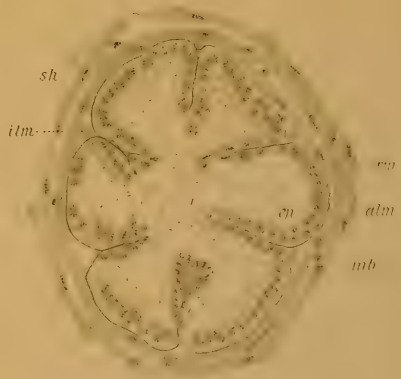
67.125:1

71.125:1

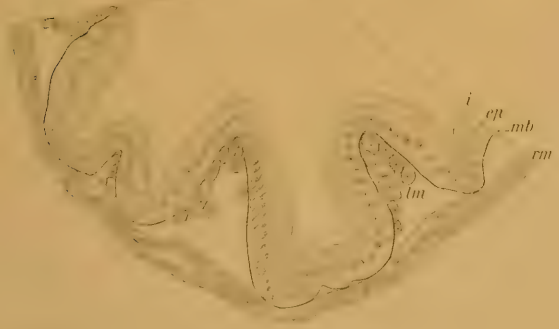
74.250:1



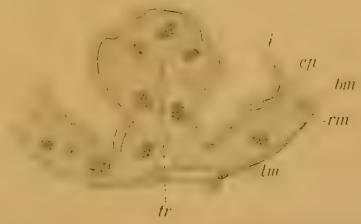
70.125:1



72.125:1



73.125:1



MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 04627

1607